Überreicht vom Verfasser

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Berlin

Die Atmung bei den Larven und Puppen der Schwebfliegen aus der Verwandtschaft der *Eristalinae* unter Berücksichtigung ihrer Metamorphose

(Mit 30 Abbildungen)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades genehmigt von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Helmut Weise

aus Halberstadt

Tag der mündlichen Prüfung: 22. Juni 1938

Tag der Promotion: 15. Juli 1938.

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.

Leipzig 1938

Überreicht vom Verfasser

Aus dem Zoologischen Museum der Universität Berlin

Die Atmung bei den Larven und Puppen der Schwebfliegen aus der Verwandtschaft der *Eristalinae* unter Berücksichtigung ihrer Metamorphose

(Mit 30 Abbildungen)

Inaugural-Dissertation

zur Erlangung des Doktorgrades genehmigt von der Mathematisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Friedrich-Wilhelms-Universität zu Berlin

von

Helmut Weise

aus Halberstadt

Tag der mündlichen Prüfung: 22. Juni 1938

Tag der Promotion:

Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H.

Leipzig 1938

Referenten: Dr. C. Boettger
Prof. H. v. Lengerken

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Sonderabdruck aus „Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie", Abt. A
Band 151, Seite 467—514. 1938
Akademische Verlagsgesellschaft m. b. H., Leipzig

Inhaltsverzeichnis.

I. Einleitung S. 467. — II. Untersuchungsmaterial, Zucht und Methodik S. 468. — III. Die Atmung der Larven S. 470. — 1. Die Stigmenatmung S. 471. — a) Die Respirationsröhre S. 471. — b) Das vordere Stigmenpaar S. 475. — c) Die Tracheensäcke S. 478. — 2. Die Hautatmung S. 481. — 3. Die Kiemenatmung S. 484. — a) Morphologie, Anatomie und Histologie der Kiemen S. 484. — b) Funktion der Kiemen S. 490. — c) Die Vasa Malpighii und ihre Bedeutung im letzten Larvenstadium S. 497. — IV. Die Verpuppung S. 498. — 1. Wandertrieb der Larve und Winterruhe S. 498. — 2. Vorpuppenstadium S. 500. — V. Die Puppe und ihre Atmung S. 503. — VI. Der Schlüpfprozeß der Imago S. 507. — VII. Hinweis auf das Auftreten von Kiemen bei anderen Dipteren-Larven S. 510. — VIII. Zusammenfassung S. 511. — Schrifttum S. 512.

I. Einleitung.

Den äußeren Anlaß zur vorliegenden Arbeit gab der Fund eines Mäusekadavers in einer Wassertonne, der mit Larven von *Helophilus pendulus* Meig. dicht besetzt war. Seinerzeit wurden von mir bei diesen Larven merkwürdige Anhänge in der Aftergegend beobachtet. Es handelte sich um die Kiemen der Larven, deren Bedeutung die vorliegende Arbeit klären soll.

Außerdem war die Bedeutung der Vasa Malpighii als Kalkspeicher bisher unbekannt. Daß dieser kohlensaure Kalk erst mit dem Erlöschen

der Funktion der Kiemen abgelagert und später zur Inkrustierung der Puppenhülle verwandt wird, ist ebenfalls eine Erkenntnis dieser Arbeit.

Ferner wird die Überwinterung der Larven von *Eristalis arbustorum* L. zum ersten Male beschrieben. Da man im zeitigen Frühjahr Imagines, aber vorher keine Puppen findet, weil diese in der Erde stecken, glaubten frühere Autoren an eine Überwinterung als Imago.

Angeregt wurde diese Arbeit von Herrn Dr. C. Boettger. Sie wurde in den Jahren 1936—1938 ausgeführt. Arbeitsplätze standen mir in den verschiedenen zoologischen Instituten der Universität zur Verfügung. Für Arbeitsmöglichkeit im Institut für landwirtschaftliche Zoologie danke ich Herrn Prof. H. v. Lengerken. Die Eisschrankversuche konnte ich in den tierärztlichen Instituten der Universität ausführen. Schrifttumsangaben verdanke ich den Herren Prof. Bischoff, Prof. Enderlein und nicht zuletzt Herrn Dr. Boettger.

Bei der Determination der Imagines war mir Herr Prof. Enderlein stets behilflich. Herrn Prof. Vogel (Stuttgart) danke ich für wichtige Hinweise auf das Vorkommen von Larven.

II. Untersuchungsmaterial, Zucht und Methodik.

Die Beschaffung lebender Larven bot keinerlei Schwierigkeiten. Konserviertes Material stellten mir das Museum bzw. das Institut für landwirtschaftliche Zoologie zur Verfügung.

Die Larven von *Eristalis arbustorum* sammelte ich ausschließlich auf den Rieselfeldern in der Umgebung Berlins, wo stets reichliches Material gefunden

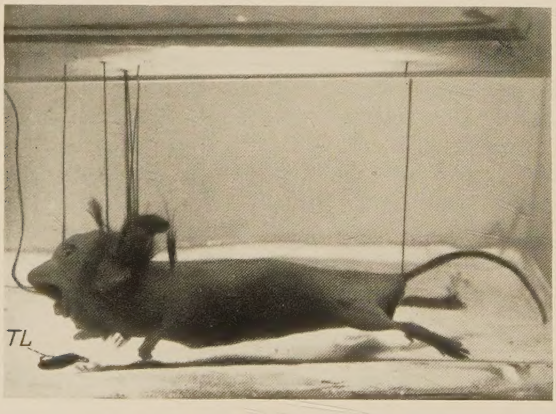

Abb. 1. *Helophilus pendulus*. Larven in toter Maus (1:1,5). *TL* Tote Larve.

wurde. Larven von *Helophilus pendulus* waren in einem Garten in Berlin-Pankow reichlich vorhanden. Oft gelang es mir auch, kopulierende Imagines zu fangen. Hier erhielt ich dann ganze Gelege und dadurch vor allem ganz junge Larven. Zum Zwecke der Anlockung der Imagines wurden mehrere verschieden große Gefäße aufgestellt, die mit Wasser gefüllt und mit Kadavern (Maus, Sperling) versetzt wurden. Die Gefäße hatten einen Durchmesser von 50—80 cm und

einen Wasserstand von rund 20 cm; sie bestanden aus Zement oder Steingut. Bei Sonnenschein zeigten sich nach wenigen Tagen die ersten Imagines der Art *Helophilus pendulus*. Zunächst stellten sich die Männchen ein, setzten sich an den Rand des Gefäßes und saßen hier bewegungslos. Näherte sich nach einiger Zeit ein Weibchen, versuchten die Männchen dieses im Fluge zu erjagen, um zu kopulieren. Bei allen Beobachtungen wurde festgestellt, daß die Kopulation nur im Fluge stattfand, und daß sich die Geschlechter beim Niedersetzen sofort wieder trennten. Nach einigen Minuten flog das Weibchen auf eines der aufgestellten Gefäße, setzte sich auf die Oberfläche des Wassers und begann mit der Eiablage. Abb. 1 zeigt Larven derselben Art an einer toten Maus im Wasser.

Zu den Larven von *Myiatropa auripila* Beck. kam ich durch Zufall. Zum Anlocken der Imagines von *Eristalis* wurde eine Jauchetonne geöffnet; nach kurzer Zeit ließ sich eine mir bis dahin unbekannte Fliege am Rande der Tonne nieder und begann nahe der Oberfläche der Flüssigkeit sofort mit der Eiablage. Herr Prof. Enderlein

Abb. 2. *Myiatropa florea*.
Rechter Flügel (10:1).

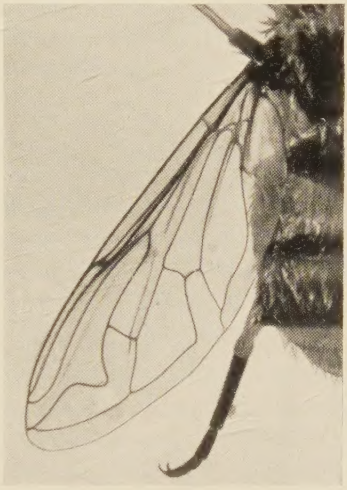

Abb. 3. *Myiatropa auripila*.
Linker Flügel (6:1).

erkannte in ihr eine kaukasische Art, die als *Eristalomyia auripila* Beck. beschrieben worden ist, jedoch systematisch in die Gattung *Myiatropa* gestellt werden muß. Wie bei der in Mitteleuropa häufigen *Myiatropa florea* L. (Abb. 2) ist auch bei der kaukasischen Art (Abb. 3) die Flügelzelle R_1 offen (r_1 und r_{2+3} getrennt mündend). Das dritte Fühlerglied ist bei beiden Arten länglich, die Rückenschilder sind mit Querbinden versehen und die Augen hier wie dort behaart. In der Gefangenschaft legte das von mir erbeutete Exemplar von *Myiatropa auripila* 30 Eier ab, die alle befruchtet waren und aus denen auch sämtlich Larven schlüpften.

Myiatropa auripila Beck. ist bisher nur aus dem Kaukasus bekannt. Becker, der in allen Gegenden Europas gesammelt hat, hat sie nur im Kaukasus gefangen. Mein Fund stellt deshalb den ersten Fang dieser Art in Mitteleuropa dar. Ob sich das Verbreitungsgebiet weiter nach Mitteleuropa erstreckt, ist bisher unbekannt. Da die Art ein guter Flieger ist, ist zweifellos eine erhebliche Ortsveränderung möglich. Enderlein ist der Meinung, daß sie aus dem

Kaukasus hierher geflogen sein kann. Die Strecke würde wesentlich kleiner werden, wenn sich das Verbreitungsgebiet der Fliege weiter in Richtung auf Mitteleuropa erstreckte. Begünstigt wurde die Flugleistung durch die im Juni 1936 in Berlin herrschenden hohen Durchschnittstemperaturen von 25° C und die Ost- bis Südostwinde. Ferner hat die Fliege stark abgeflogene Flügel und Borsten. Das Exemplar befindet sich in der Sammlung des Verfassers.

Die Haltung und Aufzucht der Larven der drei Arten erfolgte in verschiedenen Glasgefäßen. Um den erwachsenen Larven die Möglichkeit zu geben, die Flüssigkeit zur Verpuppung verlassen zu können, wurden die Gefäße durch Unterlegen von Klötzen an einer Seite schräggestellt. Als Medien wurden bei *Eristalis arbustorum* Rieselwasser mit etwas Rieselfeldschlamm, bei *Myiatropa* verdünnte Jauche (1 : 5) und bei *Helophilus pendulus* Leitungswasser, das mit kleinen faulenden Fleischstücken versetzt war, verwandt. Da die Kadaver das Wasser in kurzer Zeit verdarben, stark trübten und infolgedessen die Larven eingingen, legte ich in das Wasser zur besseren Durchlüftung Pflanzen der Wasserpest (*Elodea*). Zur Säuberung des Wassers wurden auch mit Erfolg verschiedene Mückenlarven dem Medium beigegeben. In den Flüssigkeiten, in denen sich in Freiheit *Helophilus*-Larven fanden, lebten ebenfalls massenhaft Mückenlarven (*Culex*). Niemals kamen *Helophilus*-Larven in pflanzenlosen Flüssigkeiten vor; zumindest war das Wasser stark mit Algen bewachsen.

Die Untersuchungen wurden teils an lebendem, die inneranatomischen und histologischen Beobachtungen an konserviertem Material vorgenommen. Fixiert wurde mit den Gemischen von Petrunkewitsch und von Bouin.

Um die Schrumpfung der sehr contractilen Kiemen zu verhindern, wurde die Larve so zwischen Zeigefinger und Daumen der linken Hand genommen, daß der After nach unten zeigte. Wurde die Atemröhre nun mit der rechten Hand zum Rücken des Tieres gezogen, und übte ich jetzt mit der linken Hand einen Druck auf den Körper der Larve aus, so ließ sich die Kieme unschwer aus dem After ausstülpen. In dieser Lage wurde die Kieme in die Fixierflüssigkeit (Gemisch von Petrunkewitsch, 30° C) getaucht. Nach einigen Minuten wurde die Kieme vom Körper abgetrennt. Gute Erfolge hatte auch eine Injektion mit Sublimatalkohol vom Kopfende her. Vor allem für Schnitte bei eingezogener Kieme wurde diese Methode angewandt. Zum Schneiden wurde mit Boraxcarmin vorgefärbt, nach der Alkohol-Chloroform-Paraffin-Methode geschnitten und in Doppelfärbung mit Hämalaun-Eosin oder nur mit Alauncarmin nachgefärbt.

Die Zeichnungen wurden zum Teil nach dem Mikroskop bzw. Binokular hergestellt. Die photographischen Aufnahmen fertigte ich mit einem Schneider-Xenar — 1 : 4,5, doppelter Bodenauszug —, die übernatürlich großen Aufnahmen ohne Frontlinse an.

Für die Eisschrankversuche wurde ein Gaskühlschrank L 15 (Elektrolux-Erzeugnis) benutzt. Auf die Versuchsanordnung wird an der betreffenden Stelle eingegangen.

III. Die Atmung der Larven.

Bei der Betrachtung der Larven von *Eristalis*, *Helophilus* und *Myiatropa* fällt besonders das zu einer langen Röhre ausgezogene Abdomen auf. Schon Réaumur (1734) nannte sie deshalb Ratten-

schwanzlarven. Diese Atemröhre, mittels welcher die Tiere an der Wasseroberfläche atmosphärische Luft aufnehmen, ist sehr contractil und kann verlängert und verkürzt werden, je nach dem Wasserstand bzw. der Tiefe in welcher sich das Tier befindet. Von zwei Stigmen am Ende dieser Atemröhre gehen zwei Tracheen durch die ganze Länge des Tieres und enden, jedenfalls im letzten Larvenstadium, am Vorderende der Larve in zwei Stigmenhörnern. Im Verlaufe des Körpers erfahren beide Tracheen eine ungefähr dreifache Erweiterung, auf deren Bedeutung noch eingegangen wird. Die beiden Tracheenstämme, die man auf der Dorsalseite durch den Körper des Tieres schimmern sieht, versorgen durch viele Abzweigungen in jedem Segment die Organe mit dem nötigen Sauerstoff. In Höhe des Afters und des Mundes sind die Tracheenhauptstämme durch je eine Kommissur verbunden. Neben der Atmung durch das letzte Stigmenpaar ist auch das erste, am Kopfende befindliche Stigmenpaar im letzten Larvenstadium an der Atmung beteiligt. Diese vorderen Stigmenhörner benutzen die Larven allerdings nur in Ausnahmefällen, worauf noch eingegangen wird. Auch die Hautatmung unterstützt die Stigmenatmung, vor allem in frühen Larvenstadien, recht wesentlich. Schließlich findet sich bei den Larven noch ein Organ mit respiratorischem Charakter, die Kieme. Sie dient ausschließlich der Exspiration der beim Atemprozeß entstehenden Kohlensäure. Zu ihrer Tätigkeit wird die Kieme aus dem After ausgestülpt und rhythmische Bewegung versetzt. Sie ist reich mit Tracheen versehen und macht deshalb rein morphologisch betrachtet den Eindruck einer Tracheenkieme.

1. Die Stigmenatmung.

a) Die Respirationsröhre.

Die Atemröhre besteht bei den Larven der drei Gattungen aus drei äußerlich leicht erkennbaren Abschnitten, die unter sich ungefähr die gleiche Länge besitzen (Abb. 4). Die Atemröhre ist in ausgestrecktem Zustande kegelförmig gebaut und trägt am Ende die Stigmen. Die drei Abschnitte besitzen dieselbe Cuticula wie der übrige Körper und sind nur geringfügig verschieden in der Beborstung.

Der I. Abschnitt ist stets leicht gefaltet und immer lang beborstet. Er trägt an jeder Seite drei kleine Höcker, die mit Sinneshaaren besetzt sind. Außer den beiden Tracheenstämmen, die am Ende der Atemröhre entspringen, sehen wir im ersten Abschnitt noch zwei kleinere Tracheen aus dem Körper des Tieres kommen; sie dienen der Sauerstoffversorgung der Atemröhre. Man kann diese dünneren Tracheen bis zum Ende des

II. Abschnittes deutlich verfolgen. Im III. Abschnitt wird die Beobachtung dieser feinen Tracheen durch die stärker pigmentierte Cuticula erschwert. Außer diesen vier Tracheenstämmen zeigt der I. Abschnitt im Querschnittsbild sechs mächtige Längsmuskeln zur Verkürzung der Atemröhre. Außerdem haben wir hier noch eine der Hypodermis anliegende Ringmuskelllage.

Der II. Abschnitt zeigt weder lange Beborstung noch Sinneshöcker. Wir finden hier nur noch hakenförmige Borsten, wie sie schon Wahl (1899) bei *Eristalis tenax* beschreibt. Die Muskulatur ist dieselbe wie im I. Abschnitt. Mit dem Ende des II. Abschnittes, hört auch die Muskulatur auf. Die Muskeln inserieren am Ende des II. Abschnittes.

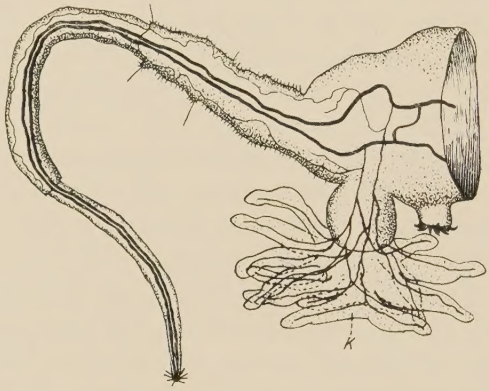

Abb. 4. *Myiatropa auripila.* Hinterende der Larve (6:1). Kieme (*K*) ausgestülpt.

Der III. Abschnitt ist vollkommen borstenlos und besitzt keine Muskeln mehr. Vom Ende dieses Abschnittes aus betrachtet hat man einen ovalen Querschnitt der Atemröhre vor sich. An den beiden Seiten mit der stärkeren Krümmung der Ellipse befinden sich an der Peripherie je vier gefiederte Borsten (Abb. 5). Die acht Borsten sind an ihrer Basis kugelförmig verdickt und sitzen beweglich in einer Grube. Bei *Myiatropa auripila* weisen diese Schwimmborsten einen Knick auf, der für die Art charakteristisch ist. Ungefähr an den Brennpunkten der Ellipse sieht man je zwei Öffnungen. Bei näherer Betrachtung muß man feststellen, daß es sich um nur eine, von einer Chitinspange überdeckte Öffnung handelt, wie dies die Lateralansicht deutlich zeigt (Abb. 6). Die Chitinspange ragt von der Mitte der Stigmenplatte bis zum Rande. Sie dient zum Schutz des Stigmas und verhindert das Eindringen größerer Fremdkörper, vor allem von Wasser. Beim Einatmen liegt diese Spange fest auf dem Rande der Stigmenplatte auf,

während beim Ausatmen das äußere Ende der Spange nach oben gedrückt wird und so ein schnelleres Austreten der Luft gewährleistet ist.

Beim Einatmen dringt die Luft durch diese mit glatten Rändern versehenen Öffnungen in eine sich schnell erweiternde Kammer ein. Die Innenwandungen dieser Kammer sind mit Chitindornen und -haaren besetzt. Wir haben es hier also mit einer typischen Filzkammer zu tun, allerdings ohne Verschlußvorrichtung und ohne Muskeln.

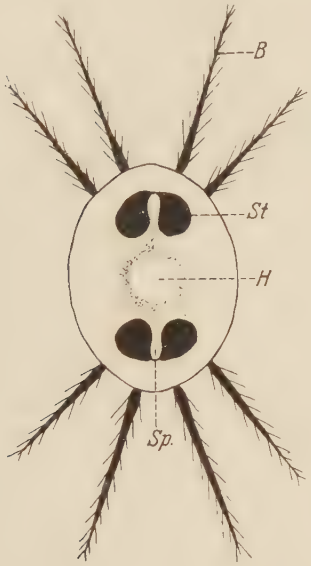

Abb. 5. *Myiatropa auripila.* Stigmenplatte der Atemröhre von oben gesehen (30:1). *St* Stigma *Sp* Spange, *B* Borste, *H* zentraler Hügel.

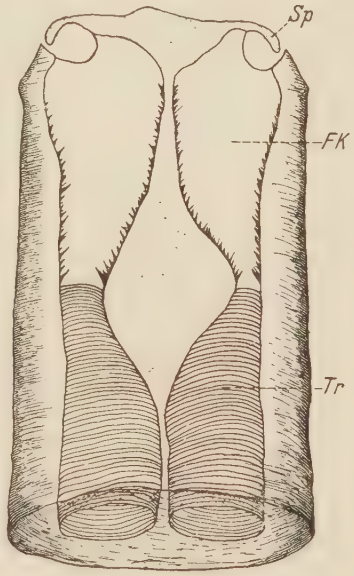

Abb. 6. *Myiatropa auripila.* Distales Ende der Atemröhre (75:1). *FK* Filzkammer, *Tr* Trachee, *Sp* Spange.

Wahl beschreibt das Stigma bei *Eristalis tenax* folgendermaßen: »Wir haben also hier ein ungemein einfaches, lippenloses Stigma mit zwei unverschließbaren Öffnungen und filzloser Kammer vor uns.«

Bei allen drei von mir untersuchten Larventypen wurden jedoch Filzkammern festgestellt (Abb. 6). Die Kammer verengt sich trichterförmig und erweitert sich hinter der engsten Stelle genau so allmählich wieder. An der Verengerung endet die Filzkammer und es beginnt der Spiralfaden der Tracheen. Das letzte Stück des III. Abschnittes ist ungefähr in doppelter Länge der Filzkammer stärker chitinisiert und braun pigmentiert.

Die Retraktionsmuskeln inserieren, wie schon erwähnt, einerseits im II. Abschnitt der Atemröhre und sind mit dem anderen Ende im 8. Abdominalsegment an der Hypodermis festgewachsen. Die Mechanik dieser Muskeln sei im folgenden kurz beschrieben: Die Muskeln ver-

kürzen sich und stülpen dadurch den hinteren Teil des II. Abschnittes, an dem die Muskeln inserieren, ein. Diese Einstülpung kann so weit gehen, daß schließlich der ganze II. Abschnitt in umgekrempeltem Zustande im I. Abschnitt liegt. Da der III. Abschnitt keine Längsmuskeln besitzt, wird er gestreckt zurückgezogen. Ein Querschnitt durch die Atemröhre in eingezogenem Zustande zeigt folgendes Bild: Von außen nach innen treffen wir zuerst auf den Ring des I. Abschnittes, darin konzentrisch angeordnet den Ring des II. Abschnittes, aber in umgekrempeltem Zustande, und in diesem Ringe den Ring des III. Abschnittes wieder richtig orientiert. Abb. 7 und 8 zeigen schematische Quer- und Längsschnitte durch die Atemröhre in eingezogenem Zustande.

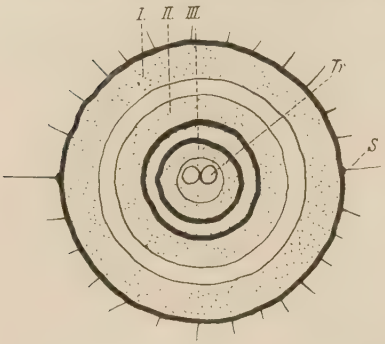

Abb. 7. *Eristalis arbustorum.* Schematischer Querschnitt durch die eingezogene Atemröhre. *I* erster Abschnitt, *II* zweiter Abschnitt, *III* dritter Abschnitt, *Tr* Trachee, *S* Sinnesborste.

Durch die Kontraktion des Körpers wird die Körperflüssigkeit in die Atemröhre gepreßt und dadurch die Verlängerung bewirkt. Auf dieselbe Weise wird übrigens auch die Kieme ausgestülpt. Durch die

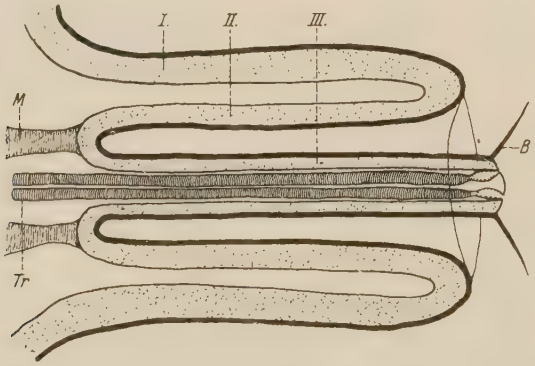

Abb. 8. *Eristalis arbusorum.* Schema der eingezogenen Atemröhre. *I* erster Abschnitt, *II* zweiter Abschnitt, *III* dritter Abschnitt, *M* Retraktionsmuskel, *Tr* Trachee, *B* Borste.

Kontraktion der Retraktionsmuskeln der Atemröhre werden die beiden Tracheenstämme in den Körper zurückgezogen, und zwar ziehen bestimmte Muskeln diese Tracheen so zurück, daß sie in zahlreichen Schlingen in das 8. Abdominalsegment gelegt werden, wodurch Knikkungen vermieden werden.

b) Das vordere Stigmenpaar.

Bei allen drei Arten finden zwei Häutungen der Larven statt, so daß wir drei Larvenstadien antreffen.

Im ersten Stadium ist von einem vorderen Stigmenpaar noch nichts zu bemerken. Die Tracheenäste, die dorso-lateral den Körper der Larve

Abb. 9. *Helophilus pendulus.* Soeben geschlüpfte Larve. Eine Kiemenhälfte (*K*) ausgestülpt. *TS* Tracheensäcke.

durchziehen, lösen sich am Kopfende in ein Netz feiner Verzweigungen auf (Abb. 9). Kurz vor der ersten Häutung sieht man schwach angedeutet eine Verlängerung der Tracheenstämme und eine stumpfe Endigung durch den Körper schimmern.

Im zweiten Larvenstadium erkennt man die Anlage des vorderen Stigmenpaares. Vor der Quercommissur der Tracheenhauptstämme gehen diese noch ein Stück nach vorn, von der Commissur an sind sie aber leicht nach außen gerichtet. Sie erfahren dann eine knospenartige Verdickung, die später wieder in eine Spitze ausläuft (Abb. 10). Die Stigmen dringen noch nicht bis zur Oberfläche des Tieres vor, können also noch keine Atemfunktion übernehmen. Die Stigmenhörner, wie die vorderen Stigmen genannt werden sollen, zeigen bereits nach der ersten Häutung eine stärkere Pigmentierung als die Tracheenhauptstämme und sind deshalb deutlich zu erkennen.

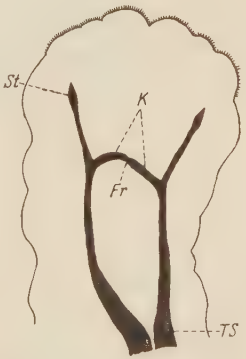

Abb. 10. *Helophilus pendulus.* Zweites Larvenstadium, Kopf der Larve. *TS* Tracheenhauptstamm, *St* Stigmenhorn, *K* Kommissur, *Fr* Filzring.

Im dritten und letzten Larvenstadium sind die Stigmenhörner durch die Larvenhaut hindurchgewachsen und stehen nun mit dem Außenmedium in Berührung.

Die Stigmenhörner sind dem Prothorax zuzurechnen, wie dies auch Wahl erkannt hat. Gleich der Respirationsröhre sind auch die vorderen Stigmen einstülpbar. An der Basis jedes Hornes setzen Muskeln an, die das Horn zurückziehen und dadurch ein Stück der Cuticula einstülpen. In diesem Zustande erscheinen die Stigmen wie in einer Grube sitzend. Die Ausstülpung geschieht wie bei der Atemröhre durch den Druck der Körperflüssigkeit. Die Hörner sind schwach nach außen gekrümmt und an den Außenbogen, also vorn, mit einer wabigen Struktur versehen. Jeder einzelne Wabenteil ist schwach gekrümmt und besitzt an der höchsten Stelle eine kleine Öffnung. Wahl und Gäbler (1930) haben die Öffnung bei *Eristalis tenax* nicht beobachtet. Vermutlich ist sie aber auch hier vorhanden. Durch die Poren gelangt die Luft in eine Filzkammer und von hier in die Tracheenhauptstämme. Die innere Krümmung der Hörner ist stark pigmentiert und bildet die Stütze für das Horn. In der Regel sind die Hörner ausgestülpt; nur beim Kriechen im Schlamm und bei Gefahr zieht die Larve ihre Vorderstigmen in den Körper zurück.

Über die Funktion der Stigmenhörner gingen bisher die Ansichten auseinander. Palmén (1877) und Wahl halten sie für geschlossene Stigmen; Wahl schreibt: »Die vorderen Stigmen sind, obwohl geschlossen, in ihrem Bau doch offenen Stigmen ungemein ähnlich.« Batelli (1879) glaubt, daß die Stigmenhörner zum Ausatmen, die hinteren Stigmen der Atemröhre zum Einatmen dienen. Nach Réaumur dienen die Hörner nur während der Puppenruhe zum Atmen. Nur Alsterberg (1934) erkannte bei *Eristalis*-Larven eine richtige Funktion der Stigmenhörner, nämlich behelfsmäßige Atmung durch dieselben bei Verhinderung der Atmung durch die Atemröhre. Auf die Bedeutung der Hörner während des ersten Puppenstadiums (Vorpuppenstadium) geht er aber nicht ein.

Um die Funktion der Stigmenhörner eindeutig zu klären, wurden folgende Versuche angesetzt:

1. Versuch. In ein Gefäß mit abgestandenem Leitungswasser setzte ich eine ausgewachsene Larve von *Eristalis arbustorum*. Der Wasserstand betrug 4 cm. Zum Festhalten des Tieres am Boden des Gefäßes erhielt dieser eine dünne Lage von Sand. In das Wasser wurde ein kleiner weichhaariger Pinsel getaucht, dessen Haare so gesträubt waren, daß damit eine Luftblase untergetaucht werden konnte. Die Oberfläche des Gefäßes wurde mit einer 1 cm dicken Ölschicht (Leinöl) bedeckt. Bis zum Aufgießen des Öls hatte die Larve mit der Atemröhre ruhig an der Oberfläche geatmet. Jetzt zog sie die Atemröhre sofort ein, um an einer anderen Stelle einen neuen Versuch zum Atmen zu unternehmen. Sofort nach Berührung der Ölschicht wurde die Atemröhre jedesmal erneut schnell zurückgezogen. Die Pausen zwischen den abermaligen vergeblichen Versuchen, an die Atmosphäre zu gelangen, wurde von Fall zu Fall größer. Nach etwa 2 Stunden kam die Larve mit dem Kopfende durch Zufall an die in den Pinselhaaren haftende Luftblase. Sofort wurden beide Stigmenhörner weit ausgestreckt und ragten in die Luftblase hinein. Die Larve verhielt sich jetzt äußerlich ruhig.

Durch deutliches Kleinerwerden der Blase konnte ich feststellen, daß die Larve mit den Vorderstigmen atmete.

2. Versuch. Zwischen den gesammelten *Eristalis arbustorum*-Larven fanden sich auch zwei Exemplare, die aus unbekannter Ursache den III. und den halben II. Abschnitt ihrer Atemröhre eingebüßt hatten. Es handelte sich bei beiden Tieren um längere Zeit zurückliegende Verletzungen. Sie wurden in Glasgefäße mit einer 5 cm hohen Rieselwasserschicht gesetzt. Die Temperatur der Flüssigkeit betrug rund 18° C. Nachdem die Larven etwa 30 Minuten am Boden des Gefäßes hastig umhergekrochen waren, ließen sie sich vom Boden los und trieben nun auf Grund des leichteren spezifischen Gewichtes sofort zur Oberfläche. Hier orientierten sie sich mit dem Kopfende nach oben und hingen

Abb. 11. *Eristalis arbustorum*. *1*, *2*: Larven haben Untergrund losgelassen und treiben an der Oberfläche. *3*: Larve atmet mit Vorderstigmen und Atemröhre, *4*: Larve hängt mit Atemröhre an der Oberfläche, *5*: Tier hat soeben Untergrund losgelassen und treibt nach oben, *6*: Larve bohrt sich ein (1:1).

schließlich an den Stigmenhörnern und atmeten, was an den typischen Atembewegungen (Entleerung und Füllung der Tracheensäcke) deutlich wahrgenommen werden konnte.

3. Versuch. Larven von *Eristalis arbustorum* wurden durch eine aufgelegte Glasscheibe an der Luftatmung 3 Stunden lang gehindert. Es handelte sich auch hier um das letzte Larvenstadium. Nachdem sie zunächst lebhaft nach einer Möglichkeit, ihre Atemröhre an die Atmosphäre zu bringen, gesucht hatten, wurden sie infolge Atemnot allmählich langsamer und verhielten sich schließlich ganz ruhig. Nach Entfernung der Glasscheibe wurden die Tiere wieder an die Oberfläche des Wassers geholt und atmeten jetzt mit dem letzten und auch mit dem ersten Stigmenpaar (Abb. 11). Das war daran zu erkennen, daß sich sowohl an der Atemröhre als auch an den Stigmenhörnern die kegelförmigen Vertiefungen in der Wasseroberfläche zeigten.

Die Larven atmen also in der Hauptsache nur durch das Stigmenpaar der Atemröhre; bei Unterbindung der Luftzufuhr durch Öl oder Verletzung der Atemröhre suchen sie aber den Sauerstoffbedarf durch die Stigmenhörner zu decken. Allerdings reicht diese notdürftige Zufuhr nicht lange aus und die Tiere starben in den Versuchen 1 und 2 nach rund 48 Stunden. Wenn den Tieren nach langer Atemnot die Stigmenatmung wieder ermöglicht wird, unterstützen die Stigmenhörner das letzte Stigmenpaar recht wesentlich, wie der 3. Versuch bestätigt.

c) Die Tracheensäcke.

Auf der Dorsalseite der Larven erkennt man zwei mächtige Tracheenhauptstämme, die vom vorderen Stigmenpaar zu den Stigmen der Atemröhre gehen. Die Atemluft dringt, wie oben schon gesagt, durch die Atemöffnungen der Respirationsröhre in die beiden Filzkammern. Dann durchlaufen die beiden Tracheen die Atemröhre in ihrer ganzen Länge. Bei dem Eintritt in den Körper der Larve treten sie mehr auseinander; in Höhe des Afters sind sie auf der Dorsalseite durch eine Commissur verbunden. Bald hinter dieser Querverbindung werden die Tracheenstämme allmählich weiter, um auf halber Länge des Körpers ihre größte Weite zu erreichen. Der lichte Durchmesser der Tracheenhauptstämme beträgt an dieser Stelle ungefähr das Sechsfache des Durchmessers der Tracheen in Höhe der hinteren Commissur. Die Weite dieser »Tracheensäcke«, wie sie auch Alsterberg nennt, nimmt nach vorn allmählich ab, um in Höhe der vorderen Commissur wieder den normalen Durchmesser zu besitzen. Diese Vordercommissur liegt etwa in Höhe der Mundöffnung und ist genau so gebaut wie die hintere Commissur, nur ist der Durchmesser nicht so groß wie bei der ersteren. Hinter dieser gehen die Tracheenstämme in die beiden Stigmenhörner über.

Gäbler hat die Form der Tracheensäcke zur systematischen Unterscheidung der Larven von *Eristalis* und *Helophilus* angewandt. Auch mir hat dieser Hinweis gute Dienste beim Bestimmen der Larven geleistet. Während die Tracheensäcke bei *Eristalis* ziemlich gestreckt sind. sind sie bei *Helophilus* geschlängelt.

Beide Commissuren zeigen bei *Myiatropa auripila* deutliche Filzringe. Sowohl Wahl als auch Gäbler haben an ihren Objekten keine Filzringe beobachtet. Gäbler hat nur gesehen, daß die hintere Commissur »bei einigen Individuen etwas eingeschnürt« ist. An den Filzringen reißen die Commissuren bei den Häutungen der Larven auseinander, wie man dies an gefundenen Larvenhäuten gut sehen kann. Diese

Ringe ähneln den an *Agrotis*-Larven von Fiedler (1936) eingehend untersuchten Filzringen. Sie besitzen bei den *Eristalinae* allerdings nicht diese Dicke. Die Commissuren bei Larven von *Eristalis arbustorum* zeigen allerdings nur eine Einschnürung in der Mitte.

Hinter den Commissuren — von den Tracheensäcken aus gesehen — geht jeder Tracheenstamm in ein S-förmig gebogenes Stück über. In normalem Zustande ist die S-Form gut zu erkennen; bei injizierten Objekten und bei solchen, die zwischen zwei Objektträgern beobachtet wurden, ging diese Form meistens verloren, da das Tier in dieser Lage stark gestreckt war.

Die Tracheensäcke ließen sich aus dem Tier gut herauspräparieren. Meistens gelang es, sie in luftgefülltem Zustande, d. h. klaffend mit zylindrischem Querschnitt, herauszutrennen. Oft waren sie aber auch platt gedrückt, also bandförmig und von Luft entleert. In letzterem Zustande waren die S-förmigen Verlängerungen stets stark geknickt, so daß sie wie Luftsperren wirkten. Beim Abtrennen der Verlängerungen füllten sich die Tracheensäcke sofort mit Luft bzw. Wasser, je nachdem in was für einem Medium sie sich befanden. Es bestand also ein negativer Druck in den Tracheensäcken, verursacht durch das Bestreben der Chitinringe, wieder die normale runde Lage einzunehmen.

Die Auffassungen über die Bedeutung der Tracheensäcke gingen bisher dahin, daß es sich hier um Luftreservoire handele. Sie sollten es den Larven angeblich ermöglichen, längere Zeit ohne Kontakt mit der Wasseroberfläche unter Wasser auszuhalten. Die Bedeutung ist aber eine ganz andere, wie aus folgenden Tatsachen zu sehen ist:

In normalem Zustande haben die Tracheensäcke einen kreisrunden Querschnitt und sind in diesem Zustande mit Luft gefüllt. In entleertem Zustande erscheinen die »Luftkammern« aber plattgedrückt mit ganz flach elliptischem Querschnitt; die dorsale und ventrale Wandung jedes Tracheensackes berühren sich fast. Die Längsachse der Ellipse ist größer als der Durchmesser des Tracheensackes in gefülltem Zustande, also von der Dorsalseite gesehen erscheint der Tracheensack in entleertem Zustande breiter. Dafür rücken die einzelnen Windungen des Chitinfadens der Trachee bei der Entleerung näher zusammen, so daß der ganze Tracheensack wesentlich kürzer erscheint.

Es ist klar, daß die Larven mit ihrer Atemröhre, die bei meinen *Eristalis arbustorum*-Larven die Länge von 15 cm erreichte, mit erheblichen Atemschwierigkeiten zu rechnen hätten, wenn nicht eine Vorrichtung getroffen wäre, den großen toten Raum (die Luftsäule von den Stigmen bis zu den Kapillaren), zu verkleinern. Es wäre den Tieren

nicht möglich, allein durch das Zusammenpressen der Tracheen die ganze verbrauchte Luft mit einem Male zu entfernen. Hier sind deshalb die Tracheensäcke eingeschaltet. Bei jedem Atemzuge wird bedeutend mehr Luft in den Körper gezogen, als zur augenblicklichen Atmung absolut nötig ist. In den Kapillaren wird der Luft ein geringer Teil des Sauerstoffes entzogen, und eine neue Exspiration befördert annähernd die ganze Luftmenge (Tracheensäcke + Atemröhre) durch die Stigmen in der Atemröhre nach außen. Der verbleibende Totraum beschränkt sich nur auf die Luftsäule in der Atemröhre und auf Spuren in den Tracheensäcken. Bei einer erneuten Inspiration wird zunächst die Luftsäule der Atemröhre in die Tracheensäcke gesogen. In der Hauptsache füllen sich die Tracheensäcke aber nun mit frischer Luft, die durch die Stigmen nachströmt. In den Tracheensäcken mischt sich diese Frischluft mit der Luft aus der Atemröhre und das Gemisch ist praktisch ebenfalls mit Frischluft zu bezeichnen, denn die Luftsäule der Atemröhre macht nur etwa ein Fünftel des Inhalts der Tracheensäcke aus.

Die Exspiration kommt so zustande, daß die Muskeln der Körperwandung so auf die Leibesflüssigkeit drücken, daß die dorsale und ventrale Oberfläche der Tracheensäcke zusammengedrückt werden. Besondere Muskeln, die dieses Zusammendrücken direkt bewirken, wurden nicht beobachtet. Die Inspiration geschieht selbsttätig durch Erschlaffen der Muskeln und ein dadurch verursachtes Nachlassen des Druckes der Leibesflüssigkeit auf die Tracheensäcke. Die Chitinspirale der Tracheen nimmt ihre normale Lage ein, die Tracheensäcke werden wieder zylindrisch und länger; durch diesen negativen Druck in den Tracheensäcken wird neue Luft eingesogen. Exspiration und Inspiration folgen in rhythmischen Abständen aufeinander. Je nach der Arbeitsleistung des Tieres werden die Pausen zwischen beiden Phasen verkürzt oder verlängert. Erwähnt sei noch, daß nicht nur die Tracheensäcke, sondern auch die von diesen abgehenden Verzweigungen bei der Exspiration zusammengedrückt sind und so den oben erwähnten Totraum noch wesentlich verkleinern.

Tracheensäcke finden wir auch bei vielen anderen Insekten. Wegen der starken Pigmentierung und dicken Cuticula ist die Tätigkeit der Tracheensäcke dort nicht zu beobachten. Man ist deshalb auf Vermutungen angewiesen. Möglicherweise arbeiten diese Tracheenerweiterungen auch dort ähnlich wie bei den *Eristalinae*-Larven, wo die Beobachtung durch die durchsichtige Körperhülle erleichtert ist.

Um festzustellen, ob die im Gewebe entstehende Kohlensäure ebenfalls durch die Atemröhre nach außen abgegeben wird, wurde folgende Versuchsanordnung getroffen:

Eine Larve von *Eristalis arbustorum* im zweiten Larvenstadium wurde in ein kleines Glasgefäß mit Wasser gesetzt und mit einer Glasscheibe derart bedeckt, daß dem Tier eine Atmung an der atmosphärischen Luft nicht möglich war. Mittels einer Pipette brachte ich eine Luftblase (Durchmesser 2,5 mm) unter die Glasscheibe. Nach einiger Zeit fand die Larve diese Luftblase mit der Atemröhre und atmete davon. Nach 20 Sekunden war der Durchmesser der Luftblase nur noch 2,45 mm, nach 50 Sekunden nur noch 2,35 mm und nach 70 Sekunden nur noch 2,3 mm groß. Das Kleinerwerden der Blase vollzog sich in regelmäßigen Abständen, indem bei jeder Inspiration fast die ganze Luftblase eingesogen und bei jeder Exspiration eine kleinere Luftmenge ausgeatmet wurde. Es wurde der Luftblase also offenbar eine Gasmenge entzogen; eine chemische Untersuchung ergab, daß die Luftblase nach 70 Sekunden weder Sauerstoff noch Kohlensäure enthielt. Der Sauerstoffgehalt war nach 70 Sekunden also restlos aufgebraucht und Kohlensäure nicht in die Luftblase entleert worden. Die Kohlensäure wird also auf einem anderen Wege vom Körper abgegeben (siehe Tabelle 1).

Tabelle 1. Atmungsversuch mit einer Larve von *Eristalis arbustorum* im zweiten Larvenstadium.

Durchmesser der Luftblase in Millimetern	Zeit in Sekunden
2,5	0
2,45	20
2,35	50
2,3	70

Der Verbleib der Kohlensäure wurde daraufhin näher untersucht; bei der Besprechung der Kiemen wird darauf noch eingegangen.

Die Versorgung der Organe mit Sauerstoff hat Wahl in seiner Arbeit über *Eristalis tenax* eingehend beschrieben; seine Angaben konnte ich bei meinen Arten bestätigen. Wahl bringt auch sehr gute Abbildungen von dem Tracheensystem.

2. Die Hautatmung.

Außer der Stigmenatmung vermögen die Larven, vor allem diejenigen von *Helophilus pendulus*, dem Wasser direkt gelöste Luft zu entziehen. Zunächst vermutete ich, daß diese Aufgabe die aus dem After ausgestülpte und in pendelnder Bewegung befindliche Kieme übernehmen würde. Weiter unten wird aber gezeigt, daß die Kieme eine andere Funktion besitzt. Es kommt also eine direkte Sauerstoffaufnahme durch das Integument in Betracht.

Eristalis sowohl als auch *Myiatropa* leben in Flüssigkeiten, die so gut wie keinen Sauerstoff enthalten; sie sind stark stickstoffhaltig und reagieren alkalisch. Eine zusätzliche Hautatmung ist hier also aus-

geschlossen. Dagegen habe ich eine Hautatmung bei Larven von *Helophilus pendulus* nachgewiesen.

Bringt man die Larven in größere Tiefen der Flüssigkeit, so können sie in sauerstoffreichen Medien vorübergehend leben, während in sauerstoffarmen Flüssigkeiten der Tod durch Ertrinken eintritt. Zu jeder der beiden Möglichkeiten sei ein Fall angeführt:

Zu Fall 1. Larven von *Helophilus pendulus* im ersten Larvenstadium wurden in ein Gefäß mit Wasser gesetzt, das schon vor längerer Zeit mit *Helodea* bepflanzt worden und infolgedessen sehr sauerstoffreich war. Die Larven wurden durch Beunruhigung der Wasserstoffoberfläche gezwungen, sich am Boden des Gefäßes aufzuhalten. Nach 3 Stunden waren von zehn Larven noch alle am Leben. Sie verfielen zwar nach 2 Stunden in Lethargie, zeigten aber nach 3 Stunden noch immer Herzbewegungen. Nachdem sie wieder an die Oberfläche geholt worden waren, erholten sich sämtliche zehn Exemplare nach 10 Minuten Stigmenatmung wieder vollständig. Die Tiere konnten die 3 Stunden des Entzuges atmosphärischer Luft nur überleben, weil ihnen eine notdürftige Versorgung mit Atemluft durch die Haut direkt aus dem Wasser möglich war. Länger als 3 Stunden konnte ich die Larven aber nicht am Leben erhalten.

Zu Fall 2. Zehn andere Larven von *Helophilus pendulus*, die im selben Alter wie diejenigen des ersten Versuches waren, wurden in ein Gefäß mit abgekochtem, also sauerstoffarmem Wasser, gesetzt. Unter den sonst gleichen Versuchsbedingungen gehalten, zeigten diese Larven bereits nach 30 Minuten Lähmungserscheinungen und waren nach 70 Minuten sämtlich gestorben.

In den Tracheen entsteht durch ständige Kohlensäureabgabe durch die Kieme bei aussetzender Stigmenatmung ein hoher negativer Gasdruck. Um dieses Druckgefälle auszugleichen, wird entweder dem die Larve umgebenden Medium ein gelöstes Gas entzogen, wie im ersten Falle, oder wie im anderen Falle die Flüssigkeit selbst in die Tracheen aufgenommen. Der Vermutung, daß die Wasserfüllung der Tracheen bei ertrunkenen Larven durch die Stigmen erfolgt sein könnte, widerspricht die Tatsache, daß auch bei unterbundener Atemröhre und verklebten Vorderstigmen das Ertrinken eintrat.

Während bei *Eristalis* und *Myiatropa* wegen der Zusammensetzung des Mediums eine Sauerstoffaufnahme nicht in Frage kommt, ist *Helophilus* direkt auf die Hautatmung, jedenfalls in jungen Larvenstadien, angewiesen. Abgekochtes Wasser und Wasser, das durch beigegebene Kadaver stark verdorben, also sauerstoffarm geworden war, verließen die Larven von *Helophilus* sogar dann, wenn ihnen die Möglichkeit zur Atmung durch die Atemröhre nicht genommen wurde. Bestand kein Weg zur Flucht, so starben diese Exemplare trotz der Stigmenatmung nach kurzer Zeit. Bei *Helophilus* spielt also die Sauerstoffaufnahme durch das Integument eine lebenswichtige Rolle. Unter diesen Gesichts-

punkten erklärt sich auch die Tatsache, daß Larven von *Helophilus pendulus* stets in klarem oder zumindest in pflanzenreichem Wasser angetroffen wurden. Gelege von *Helophilus*, die ich auf Jauche auskommen ließ, gingen nach kurzer Zeit zugrunde, während die Kontrolleier auf ihrem richtigen Medium auskamen und die Larven sich gut entwickelten.

Noch eine andere Bedeutung der Durchlässigkeit der Haut für verschiedene Gase dürfte wichtig sein: Wenn die Larven aller drei Arten gewaltsam in große Tiefen gebracht werden, entleeren sie fast immer die Luft aus den Tracheensäcken. Sie sind in diesem Zustande spezifisch schwerer als das Wasser und sinken zu Boden. Ich habe beobachtet, wie die Larven sowohl aus klarem Wasser als auch aus Jauche ihre Tracheensäcke mit einer Gasart zu füllen vermögen und dadurch nach geraumer Zeit wieder zur Oberfläche der Flüssigkeit emportreiben. In Jauche haben die Larven nur die Möglichkeit, Kohlenwasserstoffe oder Stickstoff aufzunehmen, während in reinem Wasser Luft aufgenommen wird. Daraus erklärt sich auch, daß *Helophilus* in klarem Wasser bei der Stigmenunterbindung noch länger zu leben vermag als in schlechtem bzw. wie *Myiatropa* und *Eristalis* in Jauche. Die Durchlässigkeit der Haut rettet also herabgesunkenen und luftentleerten Larven das Leben dadurch, daß es ihnen durch Gasaufnahme gelingt, die Wasseroberfläche wieder zu erreichen.

Die Durchlässigkeit der Haut nimmt mit zunehmendem Alter der Larve ab; sie ist am größten im ersten Larvenstadium und praktisch ausgeschaltet im letzten Stadium der Larve. Folgende Versuchsanordnung soll das beweisen:

Je eine Larve im ersten, zweiten und letzten Larvenstadium, sämtlich von *Helophilus pendulus*, wurden in ein Gefäß mit frischem Wasser gesetzt. Nahrung war vorhanden. Durch eine aufgelegte Glasscheibe auf das Gefäß war ihnen die Atmung durch die Stigmen nicht möglich; sie waren also sämtlich auf die Hautatmung angewiesen. Nach 60 Minuten war die älteste Larve, nach 90 Minuten die mittlere und erst nach 2 Stunden die jüngste Larve tot. Der letzteren war es also gelungen mittels Hautatmung am längsten am Leben zu bleiben (siehe Tabelle 2).

Tabelle 2. Atmungsversuch an Larven von *Helophilus pendulus*. Wasser: sauerstoffreich, Temperatur: 19° C.

Alter der Larve (Stadium)	Dauer der Hautatmung bis zum Eintritt des Todes (in Minuten)		
	60	90	120
I.			tot
II.		tot	
III.	tot		

3. Die Kiemenatmung.

Außer den Stigmen und der Haut kommt noch einer dritten Körperpartie der Larve respiratorische Bedeutung zu, der Kieme. Bei allen drei Arten ist die Kieme histologisch gleichgebaut, nur mit verschiedener Anzahl von fingerförmigen Ausstülpungen versehen. Sie steht in ausgestrecktem Zustande wie der Tentakelkranz einer Aktinie um den After der Larve (Abb. 12). In eingezogenem Zustande sind die Kiemenschläuche im Körper um den Enddarm gelagert.

Auf Grund eingehender Untersuchungen bin ich zu der Erkenntnis gekommen, daß die Kieme ausschließlich der Kohlensäureausatmung dient. Die Kohlensäure wird direkt an das die Kieme umgebende Wasser abgegeben. Vor allem auch die genaue Betrachtung der Malpighischen Gefäße im ersten, zweiten und letzten Larvenstadium, auf die unten noch eingegangen wird, und die damit zusammenhängende Funktionslosigkeit der Kieme im letzten Larvenstadium, bestätigen meine Ansicht. Zwei Malpighische Gefäße, die in den beiden ersten Stadien der Larve mit den zwei anderen Gefäßen als gleichmäßig starke, lange Schläuche am Anfang des Enddarms in diesen einmünden, nehmen im letzten Larvenstadium in ihrer ersten Hälfte ständig an Dicke zu und erreichen schließlich das zwanzigfache ihres ursprünglichen Durchmessers. Verursacht wird diese Schwellung durch massenhafte Ablagerung von $CaCO_3$, der aus den mit der Nahrung aufgenommenen Calciumsalzen und der bei der Respiration entstehenden Kohlensäure entstanden ist.

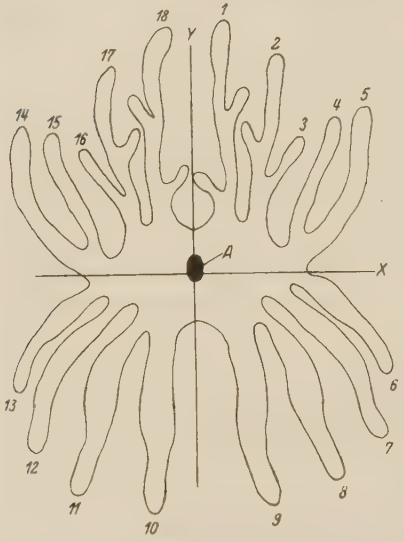

Abb. 12. *Eristalis arbustorum.* Kieme ausgestülpt, Ventralansicht (8:1). *A* After.

Die Kieme ist in ständiger Funktion und verliert diese erst im letzten Larvenstadium, in welchem sie in zusammengeschrumpftem Zustande meistens eingestülpt, also nicht sichtbar, im Körper der Larve liegt.

a) Anatomie und Histologie der Kieme.

Die Kieme besteht bei allen untersuchten Arten aus einem basalen Teil, der vom Enddarm durchbohrt ist und in der Mitte dieses Basal-

stückes auf der Ventralseite den After trägt, und den fingerförmigen Auswüchsen, welche nach allen Seiten, aber in einer Ebene liegend, von diesem Basalstück abgehen. Die Zahl dieser Finger ist bei derselben Art konstant, variiert aber von zwölf bei *Helophilus pendulus* über vierzehn bei *Myiatropa auripila* bis zu achtzehn bei *Eristalis arbustorum*.

Die Kieme von *Helophilus pendulus* ist von den drei Vertretern am einfachsten gebaut (Abb. 9). Zur leichteren Erläuterung denken wir uns durch die Kieme ein Achsenkreuz gelegt, dessen Schnittpunkt mit dem After zusammenfällt. Die eine Achse verläuft wie die Körperachse, die andere schneidet diese senkrecht. Durch diese Achsen zerlegen wir die Kieme in vier Quadranten und numerieren diese im Sinne des Uhrzeigers von rechts oben angefangen mit I—IV. Bei *Helophilus pendulus* haben wir in jedem Quadranten drei etwa gleichlange Finger, die sämtlich mit ihrer Achse radiär vom After ausstrahlen. Die Ausstülpung geschieht allgemein durch Kontraktion des Körpers und den dadurch verursachten Druck der Körperflüssigkeit auf die Kieme. Die Zurückziehung der Kieme in den Körper geschieht durch Muskeln, die einerseits an der Ventralseite im Körper der Larve, andererseits in jedem Finger inserieren. Bei *Helophilus* inserieren die letzteren Enden der Muskeln am letzten Viertel jedes Fingers. Sie haben einen ungefähr kreisrunden Querschnitt und lösen sich am Ende in einzelne Muskelstränge auf, die getrennt inserieren. Bei Kontraktion der Muskeln wird das letzte Viertel jedes Fingers, da es keine Muskeln mehr enthält, gestreckt zurückgeführt, während die übrigen drei Viertel von der Ansatzstelle der Muskeln an bis zur Basis des Fingers eingestülpt werden. Durch diese Kontraktion wird die Flüssigkeit aus den Fingern getrieben, der Querschnitt verringert sich, und jeder Finger liegt schließlich stark gefaltet am Enddarm der Larve. Am Ende des zweiten Larvenstadiums hat jeder Kiemenfinger in ausgestrecktem Zustande eine Länge von 4 mm und einen Durchmesser von 0,3—0,4 mm.

In der Kieme müssen wir zwei Septen unterscheiden, die als vorderes und hinteres Septum bezeichnet werden sollen. Das vordere beginnt ventral des Darmes und verbindet die beiden Seiten des Körpers. Es ist horizontal ausgespannt und setzt sich in die nach vorn gerichteten Finger der Kieme fort. Das hintere Septum beginnt dorsal des Darmes, geht durch das Basalstück der Kieme, ist ebenfalls horizontal gelagert und geht in die Septen der nach hinten gerichteten Finger der Kieme über. Es entstehen durch diese Septen somit drei Räume in der Kieme: Raum *A* zwischen vorderem Septum und vorderer Kiemenwand, Raum

B zwischen den beiden Septen und Raum *C* zwischen hinterem Septum und hinterer Kiemenwand.

Das in jeden Finger hineinragende Septum teilt diesen in zwei Längshälften. Es reicht nicht bis zur Spitze, sondern löst sich im letzten Drittel des Fingers in zahlreiche Bänder auf, die an der Epithelwand der Fingerspitze festgewachsen sind. In der Längsachse des Septums verläuft eine Trachee mit Spiralfaden, die jeden Finger mit Sauerstoff versorgt und sich in viele Verästelungen auflöst. Jede dieser Verzweigungen endet in einer verhältnismäßig großen Tracheenendzelle, welche viele Tracheenkapillaren nach allen Seiten ausschickt (Abb. 17, *TE*). Beiderseits der Haupttrachee liegen im Septum je eine Reihe großer, unregelmäßig gebauter Epithelzellen. Außer dem Zweck, die Trachee

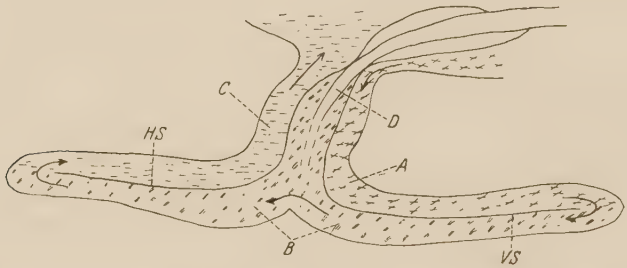

Abb. 13. Blutstromverhältnisse in der Kieme. Pfeil = Stromrichtung des Blutes. *A* Raum A, *B* Raum B, *C* Raum C, *D* Darm, *VS* Vorderes Septum, *HS* Hinteres Septum.

im Kiemenfinger zu halten, hat das Septum aber noch die Aufgabe, den Blutstrom in jedem Finger zu regulieren; es steigt nämlich in der einen Fingerhälfte das Blut nach oben und verläßt den Finger in der anderen Hälfte in umgekehrter Stromrichtung (Abb. 13). Diese Beobachtungen ließen sich besonders gut an Larven von *Myiatropa auripila* anstellen. Die Aufgabe der Septen wird bei der Funktion der Kieme noch näher beschrieben.

Die Kieme von *Myiatropa auripila* hat vierzehn fingerförmige Anhänge an dem Basalstück, die sich folgendermaßen auf die Quadranten verteilen: I. Quadrant: Drei Finger, von denen der erste am längsten ist (4 mm). Der zweite Finger ist 3,5 mm, der dritte Finger 3 mm lang. Der vierte Finger liegt auf der Grenze zwischen I. und II. Quadranten. Der fünfte, sechste und siebente Finger befinden sich im II. Quadranten; ihre Längen nehmen in gleichem Maße zu, wie diejenigen im I. abnehmen. Der elfte Finger liegt dem vierten genau gegenüber, also auf der Grenze zwischen III. und IV. Quadranten. Es ergeben sich also folgende Längen der Kiemenfinger:

1., 7., 8. und 14. Finger = 4 mm lang,
2., 6., 9. » 13. » = 3,5 mm lang,
3., 5., 10 » 12. » = 3 mm lang,
4. » 11. » = 3 mm lang.

Die Insertionspunkte der Retraktionsmuskeln, wie auch die übrigen Verhältnisse, decken sich mit denen von *Helophilus pendulus*.

Viel komplizierter ist die Kieme bei der Larve von *Eristalis arbustorum* gebaut. Im ganzen finden wir hier achtzehn fingerförmige Schläuche am Basalstück.

Im I. Quadranten haben wir fünf Kiemenfinger. Der erste Finger ist 3 mm lang. Am Ende des ersten Drittels dieses Fingers befindet sich eine kleine, 0,3 mm lange Aussackung, die zur Y-Achse gerichtet ist. Am

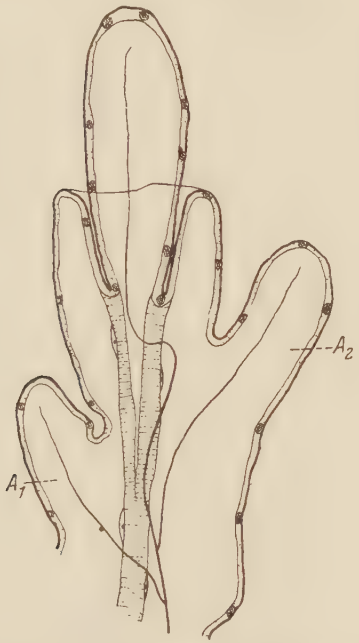

Abb. 14. *Eristalis arbustorum*. Erster Finger der Kieme (50:1). A_1, A_2 Aussackungen des Fingers.

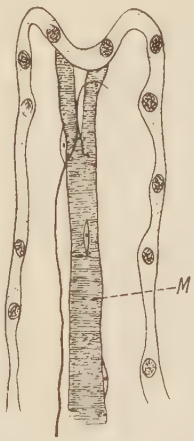

Abb. 15. *Eristalis arbustorum*. Vierter Finger der Kieme. Muskel (*M*) setzt am distalen Ende an (50:1).

Ende des zweiten Drittels findet sich noch eine, genau so lange Aussackung, die aber nach der gegenüberliegenden Seite gerichtet ist. Beide Aussackungen besitzen keine Muskeln (Abb. 14). Am Beginn des letzten Viertels dieses Fingers inserieren die Retraktionsmuskeln, also genau wie bei *Helophilus* und *Myiatropa*. Der zweite Finger ist 2,5 mm lang und trägt nur eine Aussackung hinter dem ersten Drittel des Fingers. Die Aussackung ist zur Y-Achse geneigt und auch 0,3 mm lang. Die Muskeln des Fingers inserieren auch am Beginn des letzten Viertels. Der dritte Finger entspringt aus dem zweiten, etwa 0,4 mm

über dessen Basis. Dieser Finger besitzt nur einen Muskel, der sich erst kurz vor dem Ende des Fingers gabelt. Seine Muskelzweige inserieren an der Kuppe des Fingers (Abb. 15). Dieser Finger wird bei Kontraktion der Muskeln in seiner ganzen Länge eingestülpt, vergleichbar einem umgekrempelten Handschuhfinger. Der vierte Finger ist vom selben Typus wie der dritte und hat dieselbe Länge. Der fünfte Finger ist 2,5 mm lang und wie ein *Helophilus*-Finger gebaut (Abb. 16).

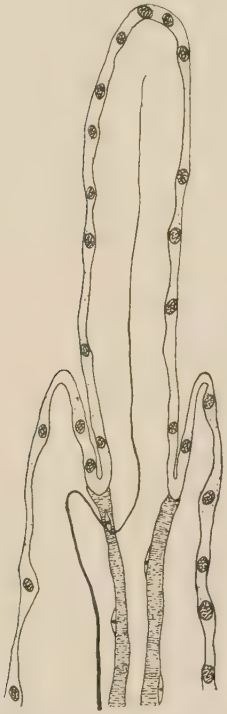

Abb. 16. *Eristalis arbustorum*. Zehnter Finger der Kieme (50:1).

Im II. und III. Quadranten haben wir je vier Finger. Der sechste und dreizehnte Finger sind je 2,5 mm lang, ohne Aussackungen, mit Insertion der Muskeln an der Fingerkuppe. Siebenter bis zwölfter Finger sind je 3 mm lang und wie der fünfte gebaut. Im IV. Quadranten ist der vierzehnte wie der fünfte, der fünfzehnte wie der vierte, der sechzehnte wie der dritte, der siebzehnte wie der zweite und der achtzehnte Finger wie der erste gebaut. Wir haben bei *Eristalis arbustorum* also drei verschiedene Fingertypen:

1. Acht Finger vom *Helophilus*-Typ,
2. sechs Finger mit an der Kuppe ansetzenden Muskeln, und
3. vier Finger vom *Helophilus*-Typ mit einer oder zwei Aussackungen (letzterer ohne Muskeln).

Außer den eben beschriebenen Retraktionsmuskeln inserieren am proximalen Teil eines jeden Fingers, auch bei *Helophilus* und *Myiatropa*, weitere Muskeln. Die ersteren nenne ich mit Wahl vordere, die letzteren hintere Retraktionsmuskeln. Alle Kiemenmuskeln inserieren an der Hypodermis des 8. Abdominalsegmentes; sie sind wahrscheinlich aus den Darmmuskeln hervorgegangen. Bemerkt sei noch, daß bei vielen Arten, so bei *Eristalis arbustorum* und *Eristalis tenax* mehr Finger nach vorn als nach hinten gerichtet sind. Auf diese Tatsache wird bei der Beschreibung der Funktion der Kieme noch eingegangen.

Die Kiemen haben eine verhältnismäßig dünne Cuticula und darunter eine dicke Epithelschicht, ähnlich der Darmepithelschicht. Diese Übereinstimmung berechtigt zu der Annahme, daß die Kiemen Aus-

Abb. 17. *Eristalis arbustorum.* Kiemenquerschnitt.
Tr Trachee, *S* Septum, *M* Muskel, *TE* Tracheenendzelle.

stülpungen des ektodermalen Enddarms sind. Auffällig sind die besonders großen Kerne in der Epithelschicht der Kieme. Die Intima des Darmes ist zur Cuticula der Kieme geworden. Für diesen Ursprung sprechen ferner die Tracheen, welche die Kieme reichlich mit Sauerstoff versorgen und auf stark ausgeprägte Abzweigungen der Trachee zurückzuführen sind. Wenn wir die Tracheenhauptstämme in der Nähe der hinteren Commissur betrachten, sehen wir von jedem Hauptstamm einen Ast abgehen, der sich in drei weitere Äste aufteilt. Der eine Ast versorgt das letzte Ende des Enddarmes mit Sauerstoff, der zweite zieht in die Atemröhre und wurde bereits bei der Beschreibung der letzteren erwähnt. Der dritte Ast geht in die Kieme. Der von dem rechten Hauptstamm ausgehende Ast geht in die Kiemenfinger des I. und II. Quadranten, der vom linken Stamm ausgehende in den III. und IV. Quadranten.

Das Septum der Kiemenschläuche besteht aus einer dünnen, durchsichtigen Membran, die sich am Rande zur besseren Befestigung am Kiemenepithel verzweigt (Abb. 17).

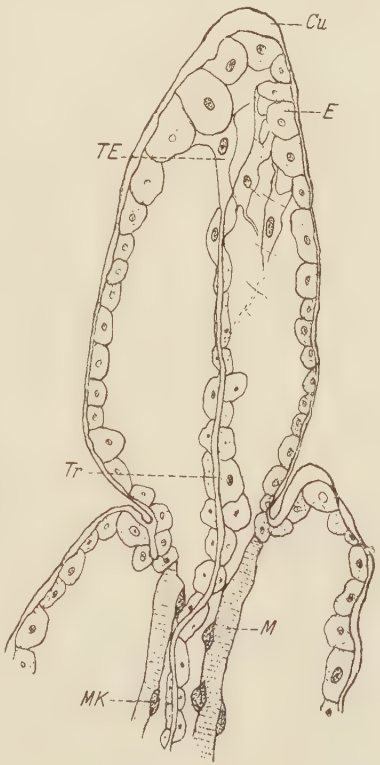

Abb. 18. *Eristalis arbustorum.* Kieme ausgestülpt, Längsschnitt (90:1). *Cu* Cuticula, *E* Epithelschicht, *TE* Tracheenendzelle, *Tr* Trachee, *M* Muskel, *MK* Muskelkern.

Zur Längsachse hin wird das Septum allmählich dicker; in dieser Verdickung liegt die Trachee, die beiderseits von einer Reihe großer Epithelzellen begrenzt ist. Diese erinnern an die Kiemenwandepithelzellen, sind aber viel variabler in der Größe (Abb. 18). Zum distalen Teil des Fingers löst sich das Septum allmählich in einzelne Stränge auf.

Die Blutkörperchen, mit denen die Kieme erfüllt ist, haben eine ovale Form. Man trifft sie ständig in großer Zahl an. Auf diese Beobachtung wird bei der Funktion der Kieme noch näher eingegangen.

b) Die Funktion der Kieme.

Zum ersten Male werden die Kiemen von Réaumur (1734) bei *Eristalis* erwähnt. Auf ihre Funktion geht er aber nicht näher ein. Er stellt nur fest, daß die Kiemen bei der Kotentleerung ausgestülpt werden und dann einige Zeit im Wasser flottieren. Dazu sei bemerkt, daß das Flottieren auch bei der Kotabgabe stattfindet, keineswegs aber mit dieser Handlung in Beziehung steht. Chun (1876) kommt zu der Überzeugung, daß es sich hier um »unzweifelhafte Drüsenzellen« handelt. Er beschreibt die Kieme in eingezogenem Zustande und stellt fest, daß die Schläuche von »starken, sich fein verästelnden und an der Spitze umbiegenden Tracheenäste« umsponnen sind. Dieser Irrtum war nur möglich, weil in umgekrempeltem Zustande die Kiementracheen natürlich außerhalb der Finger liegen. Da er auch gelegentlich Darminhalt in ihnen fand, meint er, sie hätten dieselbe Funktion wie der Enddarm. Auch ich hatte einmal Darminhalt in der Kieme festgestellt, aber nur dann, wenn ich das Objekt stark preßte und infolgedessen der Enddarm platzte und der Darminhalt in die Kieme entleert wurde. Chun spricht ihnen auch gelegentlich respiratorische Funktion zu, und zwar während der Zeit, da sie im Wasser flottieren. Er mißt ihnen allerdings inspiratorische Bedeutung bei. Er bezeichnet sie als eine »interessante Kombination der Rektaldrüsen und der Mastdarmkiemen«. Batelli (1879) hält die Kiemen für Analdrüsen mit einer ihm unbekannten Funktion und bringt die Ausstülpung der Kieme in Zusammenhang mit irgendwelchen Lähmungen des Tieres. Buckton (1895) beschreibt die Kiemen nicht näher, meint aber, daß sie »rudiments of the curious rectal glands of the adult fly« sind. Wahl (1901) beschreibt die Analkiemen bei *Eristalis tenax* recht ausführlich und bringt gute Abbildungen. Hinsichtlich ihrer Funktion kommt er allerdings zu einem Trugschluß, wenn er schreibt, daß »die Kiemenatmung stets dann eintritt, wenn das Sauerstoffbedürfnis durch die Stigmenatmung allein nicht befriedigt werden kann«. Für eine respiratorische Funktion, und zwar inspiratorische, scheinen Wahl die reichliche Versorgung der Kieme mit Tracheen zu sprechen, während der Enddarm viel spärlicher mit Tracheen versorgt sei. Wahl beobachtete an Larven, die mehrere Tage in schlechtem Wasser gehalten wurden, daß diese stets die Darmkiemen ausgestülpt hatten. Das Wasser soll bereits ausgesprochenen Fäulnisgeruch besessen haben. Er behauptet nun, daß die Tiere infolge des geringen Sauerstoffgehaltes der Luft über der Wasseroberfläche zu einer zusätzlichen Atmungsweise durch die Kieme gezwungen wurden. Auf Grund meiner Untersuchungen konnte ich diese Ansicht nicht bestätigen. Krüger (1926) untersuchte die Analschläuche von *Syritta pipiens* und beschreibt sie eingehend.

Die Tracheenkapillaren spricht er mit Plasmasträngen an, die von »kleinen Zellen sternartig ausstrahlen«. Bei den von mir untersuchten Arten fand ich die Tracheenendzellen stets als große Zellen vor. Blutkörperchen fand er auch bei *Syritta*, konnte aber am lebenden Tier keinen Blutstrom feststellen, während bei meinem Material stets ein solcher vorgefunden wurde. »In der Ruhelage befinden sich die Analschläuche zu beiden Seiten des Enddarmes in der Leibeshöhle«, schreibt er weiter. Da die Einstülpung der Kieme durch Kontraktion der Retraktionsmuskeln erfolgt, darf man diesen Zustand der Kieme nicht als Ruhelage bezeichnen. Die Analschläuche sind vielmehr stets ausgestülpt und werden wegen der zarten Beschaffenheit nur bei Gefahr eingezogen und so vor Beschädigung geschützt. »Wie aus ihrem Bau zu schließen ist, besitzen die Analschläuche sicherlich respiratorische Funktion und wirken als Blutkieme und Tracheenkieme«, schreibt Krüger weiter. Wie seine Vorgänger, ist auch er der Ansicht, daß die Kieme rein inspiratorische Funktion hat. Auf seine Versuche wird noch eingegangen. Gäbler (1935) kommt auf Grund eingehender Untersuchungen an Larven von *Eristalis arbustorum*, *Eristalis tenax* und *Eristalis sepulcralis* zu folgendem Schluß: »*Eristalis sepulcralis* kann seinen Sauerstoffbedarf aus dem Wasser decken. Ob hierbei der Sauerstoff von den Darmkiemen oder von anderen Körperteilen aufgenommen wird, konnte ich nicht entscheiden.« *Eristalis sepulcralis* lebt im Faulschlamm, während die beiden anderen Arten in Jauche vorkommen. Dunavan (1929) sagt bei Untersuchungen an *Eristalis arbustorum* in bezug auf die »finger-like processes«: »Thus demonstrate beyond a doubt that larvae of *Eristalis* do have both open and closed types respiratory apparatures.« Er ist sich allerdings nicht über die Funktion der Kieme im klaren. Alsterberg (1934) erkennt als erster den Charakter der Kieme richtig, indem er ihr exspiratorische Bedeutung beimißt. Er erkannte auch einen Blutstrom, erwähnt drei Septen in der Kieme, ohne sich erschöpfend darüber auszulassen.

Auf Grund meiner Untersuchungen bin ich zu der Erkenntnis gekommen, daß die Kieme rein exspiratorische Bedeutung besitzt.

Um die Möglichkeit einer inspiratorischen Bedeutung der Kieme zu untersuchen, wurden folgende Versuche durchgeführt:

Versuch a: Eine Larve von *Helophilus pendulus* im zweiten Larvenstadium wurde in ein Gefäß mit frischem Wasser mit viel *Helodea* gesetzt. Durch einen feinmaschigen Drahteinsatz, der einige Zentimeter unter die Wasseroberfläche gedrückt wurde, verhinderte ich eine Stigmenatmung des Tieres. Als Nahrung wurde ein Stück faulen Fleisches beigegeben. Das Tier versuchte zunächst 1 Stunde lang die Oberfläche des Wassers zu erreichen und war während dieser Zeit sehr lebhaft. In der 2. und 3. Stunde kroch die Larve nur noch langsam am Grunde herum, fraß ab und zu noch etwas und stellte schließlich jede Ortsbewegung ein. Nach 4 Stunden Versuchsdauer hörte die Herztätigkeit auf. Die Kieme wurde während der ganzen Zeit kein einziges Mal ausgestülpt. Die Larve versuchte also nicht durch Tätigkeit der Kieme dem Erstickungstode zu entgehen, was sie bestimmt getan hätte, wenn sie mit der Kieme dazu in der Lage gewesen wäre. Ähnliche Versuchsergebnisse wurden auch bei *Myiatropa* und *Eristalis* erzielt.

Versuch b: Dieser Versuch wurde wie der vorhergehende, allerdings mit abgekochtem Wasser und ohne Wasserpflanzen ausgeführt; das Versuchstier war im selben Alter und von derselben Art wie im Versuch a. Nach 1 Stunde 35 Minuten war das Tier tot. Die längere Lebensdauer im Versuch a war nur möglich durch eine Hautatmung, die im zweiten Versuch ohne Erfolg war. Auch bei diesem Versuch wurde die Kieme nicht ausgestülpt.

Versuch c: Angeregt durch eine Arbeit von Konsuloff (1922) über Mückenlarven, bei welchen er eine Doppelatmung und vor allem eine reine Kiemenatmung während des Winters feststellte, mußte auch diese Möglichkeit untersucht werden. Da die Versuche im Sommer angestellt werden mußten, wurden den Larven in einem Eisschrank annähernde Winterbedingungen geschaffen. Es handelte sich, wie schon erwähnt, um einen Gaskühlschrank L 15 (Elektrolux-Erzeugnis). Über den Kühllamellen ist eine Aussparung für den Wasserkasten zur Eisbereitung angebracht. Der Wasserkasten wurde entfernt und dieser Raum zum Hineinstellen der Versuchsgläser benutzt. Die Gläser waren 10 cm hohe Glaszylinder mit einem lichten Durchmesser von 5 cm; sie wurden ringsherum und unten mit einer 2 cm dicken Watteschicht umgeben, so daß die Abkühlung in erster Linie von oben erfolgte. Diese Gläser erhielten eine 8 cm hohe Füllung mit der Flüssigkeit, in welcher je nach der Art die Larven zu leben gewohnt waren, also bei *Helophilus* Wasser, bei *Eristalis* und *Myiatropa* verdünnte Jauche. Zum Ablesen der Temperatur der Luft hing ein Thermometer frei im Eisschrank, die Wassertemperatur wurde an einem anderen, in die Flüssigkeit getauchtem Thermometer, abgelesen. Die Abkühlung erfolgte allmählich in etwa 2 Stunden. Die Anfangstemperatur des Wassers betrug 16° C. Bei allen drei Arten waren zu Beginn des Versuches die Kiemen ausgestülpt und in lebhafter Bewegung. Mit fallender Temperatur wurden die Larven langsamer, bei 5° C stellten sie jede Ortsbewegung ein. Bei 4° C (größte Dichte des Wassers) ließen sie die Atemröhre von der Wasseroberfläche los, stellten die Stigmenatmung also ein. Gleichzeitig wurden bei dieser Temperatur auch die Kiemen, und zwar bei allen Arten, eingezogen. Von jetzt ab lagen die Tiere regungslos am Boden des Gefäßes. Als sich eine dünne Eisschicht auf den Gläsern gebildet hatte, wurden die Gefäße wieder langsam erwärmt. Bei etwa 8° C Wassertemperatur bekamen sämtliche Larven ihre Bewegung wieder, stülpten ihre Kiemen aus und nahmen die Stigmenatmung wieder auf. Während des Winters kommt die Kieme also als inspiratorisches Organ nicht in Betracht. Zu Kontrollzwecken abgekühlte und wieder erwärmte *Culex*-Larven verhielten sich genau wie die *Eristalinae*-Larven.

Versuch d: Dieser Versuch bestätigt den vorhergehenden. Im Januar ausgegrabene *Eristalis-arbustorum*-Larven wurden sämtlich mit eingezogener Kieme gefunden. Sie waren zum Teil fest in der Erde eingefroren und erholten sich bald nach der Erwärmung auf Zimmertemperatur.

Bei ausgestülpter Kieme sieht man an der Ventralseite der Larve regelmäßige, aber mit dem übrigen Atemrhythmus nicht zusammenhängende Wellen der Muskulatur, die sich von vorn nach hinten bewegen. Durch diese Wellen wird das darübergelagerte Blut weitertransportiert und durch das vordere Septum der Kieme in den Raum *A*

des Basalstückes der Kieme gelenkt. Durch diesen Blutdruck wird das vordere Septum gegen den Darm gedrückt und schließt somit den Raum *B* von der übrigen Leibeshöhle ab. Das Blut strömt nun durch den dorsalen Teil der vorderen Finger, biegt in deren Spitze um und läuft im ventralen Teile des Fingers in Richtung After zurück. Da das vordere Septum den Raum *B* gegen die Leibeshöhle sperrt, muß es in den ventralen Teil der hinteren Finger fließen. An der Spitze dieser Finger biegt der Blutstrom wieder um und fließt in ihrem dorsalen Teile in den Körper zurück. Durch den Druck des Blutes auf das hintere Septum wird auch dieses im Basalstück der Kieme gegen den Darm gepreßt und vervollständigt so den Verschluß des Raumes *B* gegen die Leibeshöhle. Vom Raum *C* fließt das Blut in den Körper zurück. Dieser Verlauf des Blutstromes konnte besonders gut bei ersten Larvenstadien von *Myiatropa auripila* beobachtet werden, wurde aber auch bei *Eristalis* und *Helophilus* gesehen.

Unabhängig von diesem Blutstrome führt die Kieme in ihrer Gesamtheit rhythmische Bewegungen aus. Durch das Basalstück der Kieme bekommen die Kiemenfinger den notwendigen Abstand vom Körper des Tieres; dieser ist deshalb nötig, weil die Finger in nickende Bewegung versetzt werden und dabei bis auf die Ventralseite des Larvenkörpers ausschlagen. Zunächst werden die nach vorn zeigenden Kiemenfinger gegen den Bauch des Tieres geschlagen. Ausgelöst wird diese Bewegung durch eine Muskelgruppe, die an der Vorderseite des Basalstückes der Kieme parallel zu seiner Längsachse befestigt ist. Diese Muskeln verkürzen die Vorderseite des Basalstückes und veranlassen dadurch die vorderen Finger zu einem Ausschlag nach oben. Gleichzeitig mit dieser Bewegung schlagen die hinteren Kiemenfinger nach unten, entfernen sich also von der Atemröhre. Danach erschlafft die Muskelgruppe und eine andere, auf der hinteren Seite des Basalstückes gelegene Gruppe, löst die vordere ab. Dadurch werden jetzt die hinteren Finger gegen die Atemröhre geschlagen und die vorderen Analschläuche entfernen sich von der Bauchseite.

Die ganze Bewegung teilt sich in drei Phasen auf:

1. Phase: Die vordere Muskelgruppe des Basalstückes zieht sich zusammen und verursacht einen Ausschlag der vorderen Kiemenfinger gegen die Bauchseite des Tieres und einen Ausschlag der hinteren Finger nach unten, also von der Atemröhre fort.

2. Phase: Die vordere Muskelgruppe erschlafft und bewirkt dadurch wieder eine Horizontalstellung beider Fingergruppen. Diese Phase bezeichne ich als Zwischen- oder Ruhephase.

3. Phase: Die hintere Muskelgruppe des Basalstückes der Kieme zieht sich zusammen und verursacht ein Ausschlagen der hinteren Finger gegen die Respirationsröhre und eine Vergrößerung des Abstandes der vorderen Finger von der Ventralseite der Larve. Darauf erschlafft die hintere Muskelgruppe und es tritt wieder die Ruhephase ein.

Durch die abwechselnde Tätigkeit beider Muskelgruppen kommt die nickende oder pendelnde Bewegung der Kieme zustande. Alsterberg hat ein gleichzeitiges Ausschlagen beider Fingergruppen nach oben gesehen. Bei meinen Untersuchungen wurde stets ein abwechselnder Ausschlag beobachtet.

Die drei eben beschriebenen Phasen bezeichne ich in ihrer Gesamtheit als den Kiemenschlag. Er erstreckt sich von der Ruhephase über 1. Phase — Zwischenphase (2. Phase) — 3. Phase — bis zur abermaligen Ruhephase. Näher untersucht wurde der Kiemenschlag bei *Helophilus pendulus*; Einzelheiten zeigt Tabelle 3.

Tabelle 3. Der Kiemenschlag bei einer Larve von *Helophilus pendulus* im zweiten Larvenstadium.

Tätigkeit der Larve	Zahl der Kiemenschläge in einer Minute
In Ruhe	59
» »	58
» »	61
» »	58
In Bewegung	66
» »	70
» »	71
Bei lebhaftem Kriechen	72
» » »	75
» » »	73

In der Regel wurden bei *Helophilus pendulus* sieben Kiemenschläge ausgeführt; danach trat eine Pause von etwa 1 Sekunde ein. Dann folgten wieder sieben Schläge und danach wieder eine Pause usw. Im Normalfalle führte die Larve in der Minute 60 Schläge mit der Kieme aus. Bei größeren Anstrengungen, wie lebhaftem Kriechen, erhöht sich die Schlagzahl. Bemerkenswert ist die konstante Zahl »7« zwischen zwei Pausen, von der nicht einmal bei Störungen abgewichen wurde. Wenn man die Larve z. B. nach dem vierten Schlag durch Erschütterung des Wassers unterbricht, führt sie nach einer kleinen Pause die noch fehlenden drei Schläge aus und legt erst dann die fällige Pause ein.

Bei *Myiatropa* und *Eristalis* war die Kiemenschlagzahl nicht konstant, und auch die Pausen wurden nicht so regelmäßig eingelegt.

Überhaupt ist bei diesen Arten der einzelne Kiemenschlag viel langsamer, schleppender, und auch die Ruhephase ist verschieden lang.

Gesagt wurde schon, daß die Kieme eine rein exspiratorische Aufgabe hat. Diese Behauptung soll durch einige Versuche bewiesen werden.

1. Versuch: Eine Larve von *Helophilus pendulus* wurde in ein Einzelgefäß mit Leitungswasser gesetzt. An einem in die Flüssigkeit getauchten Holzstab war in halber Höhe ein Stück faulen Fleisches befestigt worden, das der Larve zur Nahrung dienen sollte. An dieses Fleischstück wurde die Larve gesetzt. Sie begann sofort mit der Nahrungsaufnahme, verhielt sich im übrigen ruhig und atmete mit der Respirationsröhre an der Wasseroberfläche. Die Kieme wurde sofort ausgestülpt und in die typische Pendelbewegung versetzt. Nun wurde vorsichtig, ohne das Wasser zu erschüttern, eine mit Kalkmilch ($Ca(OH)_2$) gefüllte Pipette mit der Öffnung in die Nähe der Kieme gebracht und durch behutsamen Druck auf den Gummiball der Pipette etwas Kalkmilch austreten gelassen. Sofort stellte sich eine leichte Trübung in der Umgebung der Kieme ein. Es war also in der Nähe der Kieme aus dem Calciumhydroxyd kohlensaurer Kalk entstanden. Die dazu nötige Kohlensäure konnte nur aus der Kieme selbst stammen, da in weiterer Entfernung der Kieme dieser Niederschlag nicht eintrat. Damit war aber bewiesen, daß die Kieme CO_2 ausscheidet.

2. Versuch: Einige *Helophilus*-Larven wurden für kurze Zeit in künstliches Selterswasser gesetzt. Die Kiemen blieben eingestülpt. Nach 10 Minuten wurden die Larven in ihr gewohntes Medium zurückgebracht. Es begann sofort ein lebhaftes Spiel mit der Kieme, und zwar unregelmäßiger, hastiger und ohne die sonst üblichen Pausen zwischen sieben Kiemenschlägen. Die Larven führten zwischen 80 und 90 Schläge in der Minute aus. Die Larven mußten also durch die Haut CO_2 aufgenommen haben und beeilten sich, diese Kohlensäure durch die Kieme so schnell wie möglich wieder los zu werden; daher die erhöhte Kiemenschlagzahl.

3. Versuch: Dieser Versuch beschränkt sich auf die Feststellung, daß die vier Malpighischen Gefäße im ersten Larvenstadium einen von ihrem blinden Ende bis zur Einmündung in den Enddarm gleichmäßig starken Durchmesser aufweisen. Während dieser Zeit und auch während des zweiten Larvenstadiums ist die Kieme in Funktion. Im letzten Stadium der Larve wurden bei allen drei Arten eine starke Auftreibung eines Paares der Vasa Malpighii beobachtet. Diese Erweiterung rührt von einer massenhaften Ablagerung von $CaCO_3$ her. Während dieser Zeit ist die Kieme außer Funktion. Die Kohlensäure wird also zur Herstellung des kohlensauren Kalkes verwendet. Die Bedeutung der Malpighischen Gefäße im letzten Larvenstadium wird unten noch geklärt.

Diese Versuche beweisen, daß die Kieme eine exspiratorische Aufgabe hat. Die mit CO_2 gesättigte Blutflüssigkeit durchläuft die Kieme in regelmäßigem Strome, bewegendes Moment sind die Muskeln der Ventralseite des Körpers kurz vor der Afterpartie, welche das Blut in rhythmischen Pulsen vorwärtstreiben. Die nickende Bewegung des Kiemenapparates dient lediglich der dauernden Veränderung des Außenmediums, soll also die mit Kohlensäure gesättigte Flüssigkeit entfernen

und durch neue ersetzen. Während der Kiemenschlagphasen stockt der Blutstrom; das Blut fließt nur während der Ruhephasen und der Pause zwischen zwei Schlägen.

Oben wurde gesagt, daß die Anzahl der nach vorn gerichteten Kiemenfinger bei *Eristalis* größer ist als die der hinteren Finger. Es wird durch diese Einrichtung erreicht, daß das CO_2 führende Blut in den vorderen Kiemenfingern schnell eine große Oberfläche zur Abgabe der Kohlensäure an das Außenmedium antrifft. Erleichtert wird die CO_2-Abgabe dadurch, daß die Flüssigkeit, in der z. B. *Eristalis arbustorum* und *Myiatropa auripila* leben, chemisch betrachtet stark alkalisch reagiert, wie dies auch Alsterberg betont. Vor allem ist in diesen Flüssigkeiten stets NH_3 in starkem Maße gelöst. Etwa vorhandene Kohlensäure wird sofort gebunden und ist dann als Ammoniumkarbonat als neutrale Salzlösung im Medium. Der Absorptionskoeffizient von CO_2 ist infolgedessen größer als in reinem Wasser, obwohl er auch dort recht beträchtlich ist. Die Abgabe der Kohlensäure aus der Kieme bereitet also keine großen Schwierigkeiten. Für einen ständigen Wechsel des Außenmediums sorgen die pendelnden Bewegungen der Kieme.

Wir haben also bei den Larven ein ungemein differenziert arbeitendes Respirationssystem vor uns. Während die Stigmen der Inspiration dienen, fungiert die Kieme ausschließlich als Exspirationsorgan.

Im letzten Larvenstadium begegnen wir bei allen drei Arten wesentlich anderen Verhältnissen. In diesem Stadium hat die Kieme keine Funktion mehr. Sie wird nur noch selten aus dem After ausgestülpt, und wenn es wirklich geschieht, werden keine rhythmischen Bewegungen mehr ausgeführt. Der regelmäßige Blutstrom, der in vorhergehenden Stadien herrschte, fließt nicht mehr in die Kieme. Die Kieme liegt meistens eingestülpt und stark gefaltet am Enddarm. Auch die Cuticula der Finger ist jetzt etwas dicker und leicht braun pigmentiert. Das Basalstück ist enger geworden, so daß eine gewaltsame Ausstülpung der Kieme ohne eine Beschädigung kaum möglich ist, während sich sonst der ganze Kiemenapparat durch leichten Druck auf den Körper hervordrücken ließ.

Es fragt sich nun, wo die bis jetzt von der Kieme ausgeschiedene Kohlensäure bleibt. Die Antwort auf diese Frage wurde schon gesagt: Sie wird in den Vasa Malpighii mit aufgenommenem Calcium chemisch gebunden. Da auch die Larvenhaut im letzten Larvenstadium stärker pigmentiert und cuticularisiert ist, wie bei der Beschreibung der Hautatmung schon betont wurde, scheidet auch die Möglichkeit der Kohlensäureabgabe durch die Haut aus.

c) Die Vasa Malpighii und ihre Bedeutung im letzten Larvenstadium.

Am Beginn des Enddarmes münden vier MALPIGHI-Gefäße getrennt voneinander in diesen ein (Abb. 19). Sie bestehen in den ersten beiden Larvenstadien aus gleichlangen Schläuchen, die in ihrer ganzen Länge einen gleichmäßig starken Durchmesser besitzen. Auf ihrem Querschnitt erkennt man eine Hülle, aus zwei Schichten bestehend, und innen ein stark warzenförmig ins Lumen hineinragendes Epithel mit großen Kernen. Die Innenfläche dieser Epithelzellen sind von einem feinen Stäbchensaum bedeckt. Die Epithelzellen entziehen dem Blut Abfallstoffe, die in den Enddarm entleert werden und mit dem Kot abgehen.

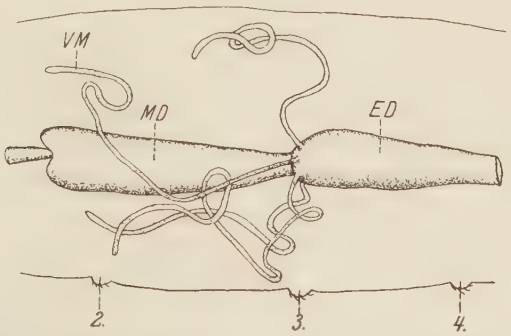

Abb. 19. *Eristalis arbustorum*. Erstes Larvenstadium. *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *VM* MALPIGHI-Gefäße, *2*, *3*, *4*: zweiter bis vierter Fuß (8:1).

Die einzelnen Kotballen sitzen in einer dünnhäutigen Hülle. Diese Exkretion bleibt während des ganzen Larvenlebens die Hauptaufgabe der Vasa Malpighii.

Im zweiten Larvenstadium nimmt ein Paar der Gefäße allmählich an Länge zu. Der Durchmesser ist noch derselbe. Diese Verlängerung erreicht fast die doppelte Länge der beiden anderen Gefäße. Das Epithel wird in diesen Verlängerungen stark zurückgebildet, um schließlich nur noch in Spuren vorhanden zu sein. Die beiden Auswüchse liegen lateral des Darmes, das blinde Ende zum Kopf der Larve gerichtet. Beide Verlängerungen liegen also dorsal des ventralen Blutstromes, der zur Kieme strömt.

Während der ersten beiden Larvenstadien ist es wahrscheinlich eine wesentliche Aufgabe der Vasa Malpighii, den mit der Nahrung aufgenommenen Kalk aus dem Blute auszuscheiden.

Im letzten Larvenstadium schwellen die Verlängerungen der Gefäße

stark an, verursacht durch die Ablagerung einer feinkörnigen, weißen Masse (Abb. 20). Die chemische Analyse ergab, daß es sich um $CaCO_3$ handelt. Es ist wohl so zu erklären, daß die im Blut bereits vorhandenen

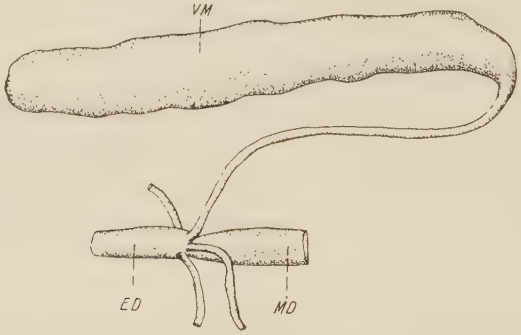

Abb. 20. *Eristalis arbustorum*. MALPIGHIsches Gefäß im letzten Larvenstadium. *MD* Mitteldarm, *ED* Enddarm, *VM* MALPIGHIsches Gefäß (6:1).

Calciumverbindungen mit der durch den Respirationsprozeß entstehenden Kohlensäure zu kohlensaurem Kalk umgebildet und in diesen Verlängerungen der MALPHIGIschen Gefäße abgelagert werden. Vor allem ihre Lage im CO_2 führenden Blutstrom der Ventralseite und die Funktionslosigkeit der Exspirationskiemen weisen deutlich darauf hin. Ich habe jedenfalls keine andere Möglichkeit der CO_2-Abgabe finden können.

Die Ablagerung von $CaCO_3$ findet in einem solchen Umfange statt, daß beide Verlängerungen der Gefäße das Zwanzigfache ihres alten Durchmessers erhalten und in ihrer ganzen Länge mit dieser körnigen Substanz vollgepfropft sind (Abb. 21). Die gespeicherte $CaCO_3$-Masse wird später zur Inkrustierung der Puppenhülle verwandt, worauf noch eingegangen wird.

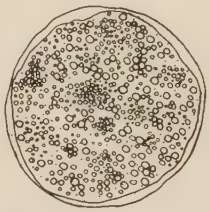

Abb. 21. *Eristalis arbustorum*. MALPIGHIsches Gefäß im letzten Larvenstadium. Querschnitt durch den aufgetriebenen Teil. Inhalt: $CaCO_3$ (12:1).

Zusammenfassend sei über die Vasa Malpighii gesagt, daß sie in den beiden ersten Larvenstadien als reine Exkretionsorgane fungieren, um im letzten Stadium über ihre ursprüngliche Aufgabe hinaus noch als Kalkspeicher zu dienen.

IV. Die Verpuppung.

1. Wandertrieb der Larve und Winterruhe.

Am Ende des letzten Larvenstadiums kriecht die Larve unruhig hin und her. Die Flüssigkeit wird häufig verlassen und Nahrung nicht mehr aufgenommen. Während dieser Zeit ist eine deutliche Pigment-

ablagerung in der Haut zu beobachten; die ursprünglich hellbraun oder grau gefärbte Haut wird schließlich dunkelbraun. Gleichzeitig wird jetzt auch schon kohlensaurer Kalk in der Haut abgelagert, wie chemisch nachgewiesen wurde. An Querschnitten ließ sich feststellen, daß bereits ein Teil des kohlensauren Kalkes aus den MALPIGHI-Gefäßen abgebaut worden war. Die Larve verläßt schließlich die Flüssigkeit ganz und legt sich an einer geschützten Stelle unter Schlamm, Blättern u. a., aber noch in der feuchten Zone, zur Ruhe. Das ist bei Sommergenerationen der Fall. Bei der letzten Generation, die wir im Spätherbst noch als Larven antreffen, gehen die Larven zur Winterruhe in die Erde. Sie kriechen zu diesem Zwecke zunächst ein Stück aus der Flüssigkeit heraus und bohren sich dann schräg in die Erde, bis dicht über dem Wasserspiegel, ein. Larven von *Eristalis arbustorum* wurden im Winter massen-

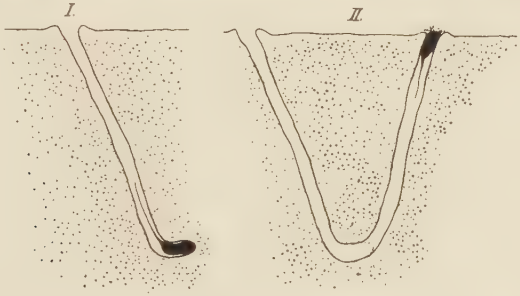

Abb. 22. *Eristalis arbustorum*. Normalfall von Larvenüberwinterung und Verpuppung. *I* Larvenruhe, *II* Puppenruhe.

haft im Schlamm steckend gefunden. Der Körper hat eine horizontale Lage, die Atemröhre liegt noch im Bohrgang (Abb. 22). Die Larven fand ich im Januar in einer Tiefe von 5—10 cm. Ich habe 680 Stück auf 1 qm gefunden. Wenn WAHL behauptet, daß sich die Larven zur Verpuppung an der Atemröhre aufhängen, so beruht dies auf einem Irrtum. Auch in einem meiner Zuchtgefäße wurden ähnliche Fälle beobachtet. Die Larven hatten das Wasser verlassen, waren an der Glaswand emporgeklettert und schließlich mit der Atemröhre an der Scheibe festgetrocknet. Trotz Anstrengung gelang es ihnen in manchen Fällen nicht, sich zu befreien. Zum Teil kamen diese Larven auch in diesem hängenden Zustande zur Verpuppung, gingen aber bis auf eine einzige, die etwas näher am Wasserspiegel hing, infolge Trockenheit ein. Die meisten starben bereits als Larven und gingen in dieser hängenden Lage schnell in Verwesung über.

Die im Januar aus der Erde gegrabenen Larven von *Eristalis arbustorum* wurden in ein Gefäß mit Rieselschlamm ohne Wasser ge-

setzt. Sie krochen sofort wieder in die Erde, auch dann, wenn sie bei Zimmertemperatur gehalten wurden. Wenn sie in eine Flüssigkeit gesetzt wurden, die einen schlammigen Bodengrund enthielt, krochen sie auch hier in die Erde. Die Larven, die plötzlich aus dem Winterschlaf gerissen wurden, gingen also sofort wieder zur Ruhe über, wenn sie Gelegenheit zum Verkriechen hatten. Die folgenden drei Versuche erläutern diese Behauptung noch näher.

1. Versuch: Am 15. I. 1938 wurden 20 frisch ausgegrabene Larven von *Eristalis arbustorum* in ein Gefäß mit Wasser gesetzt. Der Boden wurde mit einer 3 cm hohen Sandschicht bedeckt. Die Larven gruben sich sofort ein. Die Wassertemperatur betrug 15° C. Am 15. II. 1938 kamen die Larven wieder an die Oberfläche des Wassers und verpuppten sich in den nächsten Tagen. Trotz der hohen Temperatur wurde also noch eine vierwöchige Larvenruhe eingelegt.

2. Versuch: 20 Larven von *Eristalis arbustorum* kamen in eine mit einer 2 cm hohen Sandschicht gefüllte Glasschale. Sie verkrochen sich sofort in der Erde. Nach 30 Tagen kamen sie bis zur Oberfläche des Sandes und verpuppten sich. Zum Teil blieben sie in alten Bohrgängen unterhalb der Erdoberfläche liegen und verpuppten sich dort.

3. Versuch: In einem Aquarium mit einer 3 cm hohen Schicht Rieselwasser setzte ich 20 Larven von *Eristalis arbustorum*; sie waren ebenfalls im Winter frisch aus dem Schlamm ausgegraben worden. Sie versuchten sofort, sich an der dunkelsten Stelle des Gefäßes zu verkriechen. Da ihnen dazu aber keine Gelegenheit gegeben wurde — es lagen weder Blätter noch Sand im Gefäß —, krochen sie 14 Tage unruhig im Becken herum, wurden allmählich stärker pigmentiert und verließen schließlich die Flüssigkeit. Eine Nahrungsaufnahme wurde nicht festgestellt; sie zehren während dieser Zeit von ihrem sehr großen Fettkörper.

Die Versuche zeigen, daß bei mangelnder Möglichkeit eines Verkriechens die Verpuppung beschleunigt wird. Die Temperatur war bei allen drei Versuchen dieselbe.

2. Vorpuppenstadium.

Die Verpuppung der Larven ist bei den Sommergenerationen und den überwinterten Larvengenerationen verschieden. Die Larven der ersteren verlassen die Flüssigkeit, kriechen ein Stück am Ufer hinauf, suchen ein Versteck unter Blattwerk, abgestorbenen Gräsern und dergleichen, und legen sich dort zur Ruhe. Die Wintergeneration, die als Larve im Schlamm überwintert, verpuppt sich dort. Daher kommt es, daß man im Frühjahr Imagines, aber keine Puppen findet.

Ehe das Dunkelwerden der Haut einsetzt, sind auf der Dorsalseite hinter den Stigmenhörnern der Larve zwei runde, zunächst dunkler als die übrige Haut erscheinende Stellen sichtbar. Sie ragen etwas über

ihre Umgebung hinaus und haben das Aussehen zweier Hügel. Mit fortschreitender Pigmentierung des Körpers behalten diese Hügel ihre hellbraune Farbe und erscheinen dann heller als ihre Umgebung. Berührt man in diesem Zustande die Haut und die Hügel mit einer Nadelspitze, stellt man fest, daß die Hügelcuticula sehr dünn ist und auf Druck leicht nachgibt, während die Hautcuticula schon starr ist und Widerstand leistet.

An einer feuchten Stelle unter Blättern, Gras u. a., aber außerhalb des Wassers, versteckt sich die Larve schließlich und geht in Puppenruhe. Im Freien wird den Larven der Weg zur Puppenruhe dadurch verkürzt, daß sie beim Verlassen der Flüssigkeit über und über mit Schlamm bedeckt sind und sich deshalb kaum von der Umgebung abheben. Sie gehen hier dicht am Rande des Wassers in Puppenruhe. Es wurden unmittelbar am Ufer der Rieselgewässer massenhaft Puppen von *Eristalis arbustorum* gefunden. Die Schlammschicht auf dem Körper der Larven bildet beim Trocknen eine feste Hülle und verhindert einmal ein Austrocknen der Puppe und gewährt außerdem einen besseren Schutz gegen Verletzungen.

An der Basis der Atemröhre bildet sich ein Filzring an der Epidermis und ein anderer an den beiden Tracheenhauptstämmen. Diese Filzringe gehen schließlich ineinander über und schließen während des Puppenstadiums die Respirationsröhren gegen den Körper ab. Die Atemröhre schrumpft stark zusammen; sie wird wie der übrige Körper pigmentiert und inkrustiert. Die Verkürzung der Atemröhre beim Schrumpfen ist verschieden (Abb. 23). Es kommt vor, daß die Respirationsröhre der Puppen die ursprüngliche Länge behält, oft wird sie aber auf ein Drittel verkürzt. Gleichzeitig mit der Schrumpfung des Körpers wird die bereits stark reduzierte Kieme aus dem Körper ausgestülpt. Die Retraktionsmuskeln der Respirationsröhre sind nicht mehr funktionsfähig. Dieses Ruhestadium der Larve nenne ich das Vorpuppenstadium (Praepupa-Stadium). Das Tier ist in diesem Zustande bewegungsunfähig.

Die Stigmenhörner der Larve sind kurz vor der Ruhezeit auf ihr Maximum hervorgepreßt und erscheinen deshalb länger. Die Poren, die bereits im letzten Larvenstadium geöffnet sind und im Notfalle zur Stigmenatmung dienen, weisen jetzt einen größeren Durchmesser auf. Obwohl die vorderen Stigmenhörner zu diesem Zeitpunkt nicht mehr in direkter Verbindung mit dem Körper stehen, kann ein Gasaustausch zwischen der Außenluft und dem Raum zwischen letzter Larvenhaut und eigentlicher Puppenhaut stattfinden.

Wird die Larvenhaut im Vorpuppenstadium auf der Dorsalseite geöffnet, so sieht man zwei fingerförmige Hörner, die mit Poren versehen sind. Dies sind die Stigmenhörner der Puppe, die später die letzte Larvenhaut durchwachsen und dann als Atmungsorgane funktionieren. Während des Vorpuppenstadiums nehmen diese Hörner zum Atmen die Luft des

Abb. 23. *Eristalis arbustorum*. 16 Puppen. Die Abbildung zeigt die verschiedenen Längen der geschrumpften Atemröhren bei derselben Art (1:1).

Zwischenraumes auf, der durch die vorderen Larvenhörner mit der Außenluft in Verbindung steht. Da die Respirationsröhre stark geschrumpft, ihre Stigmen meist verschmutzt und somit verschlossen sind, ist oft ein Gasaustausch allein durch die vorderen Stigmenhörner möglich. Diese Funktion ist die Hauptaufgabe der larvalen Stigmenhörner.

Bei den überwinternden Larven findet die Puppenruhe unterhalb der Erdoberfläche statt (Abb. 22, *II*). In der Regel gehen sie so weit

nach oben, daß die bei der Puppe auftretenden Stigmenhörner an die atmosphärische Luft reichen können. Treffen die nach oben kriechenden Larven auf ihrem Wege aber den alten, noch nicht verschütteten Bohrgang einer anderen Larve, so gehen sie in diesem Spezialfalle nicht bis

Abb. 24. *Eristalis arbustorum.* Winterruhe der Larve und Spezialfall der Verpuppung (1:2,5). *I* Winter-ruhe, *II* Puppenruhe.

zur Oberfläche, sondern verpuppen sich bereits einige Zentimeter unterhalb derselben (Abb. 24). Das letzte Stück bis nach oben muß in diesem Falle die geschlüpfte Imago zurücklegen.

Das Vorpuppenstadium dauert sowohl bei den Sommer- wie auch bei den überwinterten Generationen 3 Tage. Gemessen ist diese Zeit vom Eintreten der völligen Ruhe und Erstarrung der Larve bis zum Erscheinen der Puppenhörner.

V. Die Puppe und ihre Atmung.

Bei allen drei Arten haben wir als Puppen die sogenannten Tönnchenpuppen (*P. coarctatae*) vor uns. Die Länge der Puppe ist sehr variabel bei derselben Art; bei *Eristalis arbustorum* schwankt die Länge z. B. zwischen 1,1—1,25 cm. Bereits im Vorpuppenstadium erkennt man vorn an der Larve zwei deutlich markierte Platten (*I* und *II*). Auf der ersten Platte sitzen die Larvenhörner (Abb. 25), auf der zweiten befinden sich die beiden Hügel, durch welche später von innen heraus die beiden Puppenhörner hindurchwachsen. Die zweite Platte gehört zum ersten Abdominalsegment des Puparium.

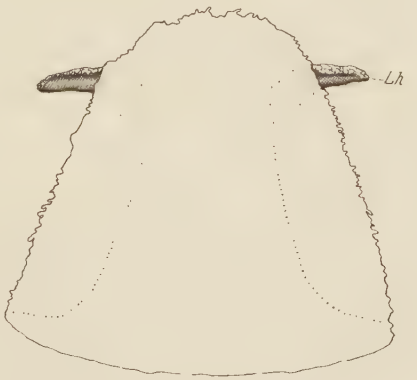

Abb. 25. *Eristalis arbustorum.* *I* Platte der Puppenhülle (Dorsalansicht) (12:1). *Lh* Larvenhörner.

Gäblers Beobachtung, daß sich die Larven von *Eristalis tenax* stets in horizontaler oder vertikaler Lage verpuppen, kann ich bestätigen. Allerdings erwähnt er nicht die Verpuppung nach der Winterruhe. Gäbler kommt auch auf die spröde Beschaffenheit der Respirationsröhre zu sprechen. Nach seiner Ansicht kann man sie ohne Schaden für die Puppe abbrechen. Nach meinen Beobachtungen an *Eristalis arbustorum* gingen von fünf so behandelten Puppen vier infolge sekundären Pilzbefalls an der Bruchstelle zugrunde.

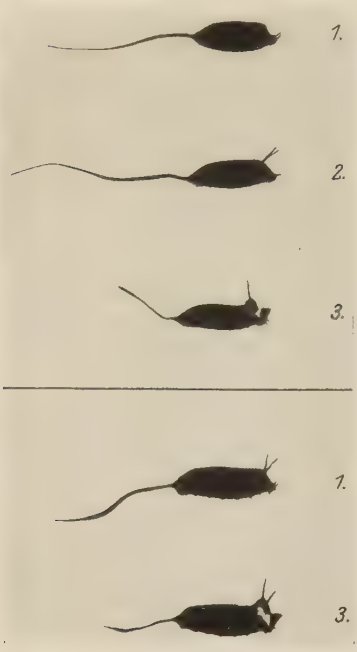

Abb. 26. Oben *Eristalis arbustorum*, unten *Eristalis tenax*. *1*: erstes Puppenstadium, *2*: zweites Puppenstadium, *3*: Puppenhülle (1:1).

Am 4. Tage wachsen durch die Hügel auf der zweiten Platte die beiden Puppenhörner hindurch (Abb. 26). Die Hügel haben an ihrer Basis einen verstärkten Chitinring, der ein Einreißen der Haut beim Durchwachsen der Hörner verhindern soll (Abb. 27). Außerdem geben diese Ringe den wachsenden Hörnern eine bessere Führung. Die Ringe haben einen größeren Durchmesser als die Puppenhörner, so daß das Durchwachsen ohne Hemmungen vor sich gehen kann. Den größeren Durchmesser der Chitinringe erkennt man auch daran, daß man die durchgewachsenen Puppenhörner in den Ringen auf und ab bewegen kann (Abb. 28). Das Durchwachsen wurde besonders gut bei *Eristalisarbustorum* beobachtet; es geschieht fast niemals gleichzeitig. Oft erscheint ein Horn einen ganzen Tag später.

Die Hörner haben beim Hervorbrechen eine hellbraune Farbe und werden erst nach einigen Stunden dunkelbraun wie die übrige Puppenhülle. Auch die Härte nimmt mit der Färbung zu.

Das Durchwachsen der Hörner geschieht mit einem erheblichen Druck. Die Hügel wurden im Vorpuppenstadium bei einem Exemplar mit Canadabalsam bestrichen. Obwohl der Balsam schon ziemlich gehärtet war, wuchsen beide Hörner hindurch. Wenn die Hügel mit flüssigem Paraffin bestrichen wurden, verhinderte man zwar das Durch-

wachsen der Hörner, konnte aber ein leichtes Abheben der Paraffinschicht von der Puppenhülle beobachten. In letzterem Falle lagen die Puppenhörner infolge Abgleitens von den Innenflächen der Hügel gekreuzt unter der Puppenhülle.

Während die Puppenhörner von *Helophilus* und *Myiatropa* annähernd gerade sind, zeigen diejenigen von *Eristalis arbustorum* eine leichte Krümmung (Abb. 27). Diese Krümmung kommt so zustande, daß die Hörner beim Wachsen an den Chitinringen zunächst anstoßen und sich infolge ihrer weichen Beschaffenheit leicht verbiegen.

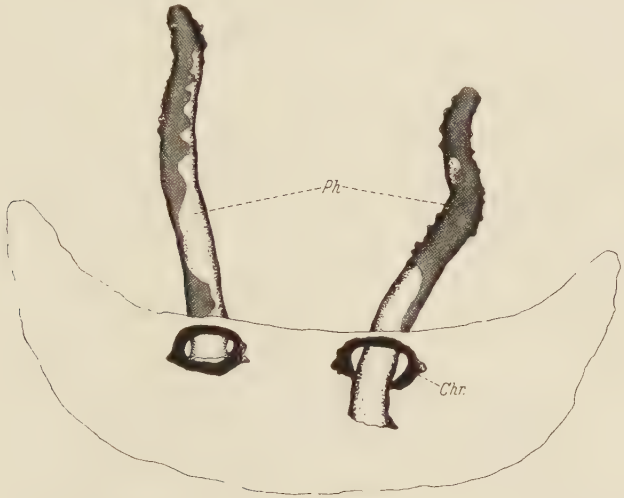

Abb. 27. *Eristalis arbustorum*. II. Platte (12:1), *Ph* Puppenhörner, *Chr* Chitinring.

Die Puppenhörner haben einen kreisrunden Querschnitt und sind auf ihrer Oberfläche mit zahlreichen kleinen Erhebungen versehen, die an ihrer Spitze eine kleine Öffnung (Porus) tragen. Die Zahl der Poren auf jedem Horn beträgt ungefähr 90 Stück. Oben wurde schon erwähnt, daß im Vorpuppenstadium diese Hörner die Luft des Raumes zwischen äußerer und innerer Puppenhaut einatmen, der durch die Larvenhörner mit der Außenluft in Verbindung steht. Ich konnte aber feststellen, daß im Vorpuppenstadium nur wenige der Poren der Puppenhörner geöffnet sind. Die noch geschlossenen Poren werden erst geöffnet, wenn die Hörner in ihrer ganzen Länge durch das Puparium hindurchgewachsen sind. Das hat folgenden Grund:

Abb. 28. *Eristalis arbustorum*. Frontalansicht der geöffneten Puppe (3:1). I. Platte entfernt, *Ph* Puppenhörner, *II* II. Platte.

Im Freien sind die die Jauche verlassenden Larven dick mit Schlamm besetzt. Beim Durchwachsen der Hörner werden auch diese mit einer dünnen Schlammdecke überzogen, wären zu dieser Zeit die Poren bereits geöffnet, würden sie verstopft und die Puppe müßte ersticken. Deshalb öffnen sich die Poren erst am Ende des Wachstums der Hörner; es wird dadurch die an den Puppenhörnern noch haftende dünne Schlammschicht an den Poren durchbrochen und ein freier Gasaustausch ermöglicht.

Durch die Poren dringt die Außenluft in das Innere des Hornes. Der in der Längsachse verlaufende Mittelgang jedes Hornes ist an den Rändern stark verfilzt. Über die Verbindung von Horn und Trachee schreibt Gäbler bei *Eristalis tenax*: »Die Trachee verbreitert sich gleich bei ihrem Austritt aus dem Stigmenhorn sehr stark und verjüngt sich dann wieder nach hinten zu. An der Übergangsstelle in den Hauptstamm, also kurz vor der vorderen Commissur, findet sich eine Einschnürung, an der sich später das Prothorakalstigma bildet. Der Abschnitt zwischen dieser Einstülpung und dem Stigmenhorn sei als Narbenfilzkammer bezeichnet.« Bei *Eristalis arbustorum* begegnen wir ähnlichen Verhältnissen, nur ist die Narbenfilzkammer hier kürzer und erscheint dadurch plumper. Sowohl die Filzkammern der Hörner als auch die Narbenfilzkammer dienen zur Filterung der Luft und verhindern das Eindringen von Fremdkörpern in die Tracheen.

Die Tracheenhauptstämme sind in abgeänderter Form auch in der Puppe vorhanden. Den morphologischen Bau des Tracheensystems beschreibt Gäbler in seiner Arbeit über *Eristalis tenax* sehr ausführlich. Bei *Eristalis arbustorum* finden wir dieselben Verhältnisse vor, so daß hierauf nicht näher eingegangen wird.

Bemerkt sei noch, daß sich lateral am Puparium, vor allem bei *Helophilus*, deutlich die larvalen Tracheenhauptstämme markieren; man erkennt sie an der für diese Art typischen Schlängelungen.

Die Dauer des Puppenstadiums beträgt bei *Eristalis arbustorum* 14—15 Tage (siehe Tabelle 4).

Ich habe festgestellt, daß die Puppenruhe beim weiblichen Geschlecht einen Tag länger dauert.

Bei *Helophilus pendulus* betrug die Puppenruhe im Durchschnitt 14 Tage. Die Zucht von *Myiatropa auripila* ging vor der Verpuppung zugrunde, so daß hier keine Daten genannt werden können.

Der Kuriosität halber sei ein merkwürdiger Fall der Verpuppung erwähnt In einer meiner Zuchten fand eine verpuppungsreife Larve keinen anderen Ort zur Verpuppung als die Exuvie einer geschlüpften Imago. Sie kroch durch die

Tabelle 4. Puppenruhe bei *Eristalis arbustorum* (überwinterte Larven).

Tag der Verpuppung	Tag des Schlüpfens	Dauer der Puppenruhe in Tagen	Geschlecht der Imago
4. II. 1938	18. II. 1938	14	♂
4. II. 1938	19. II. 1938	15	♀
8. II. 1938	22. II. 1938	14	♂
8. II. 1938	23. II. 1939	15	♀

Als Tag der Verpuppung ist das Erscheinen der Puppenhörner angegeben.

Öffnung, wendete sich dann, so daß jetzt ihr Vorderteil an der Öffnung der Puppenhaut lag. Die Respirationsröhre ragte weit aus der Öffnung heraus, so daß man bei oberflächlicher Betrachtung eine Puppe mit zwei Atemröhren vermutete.

VI. Der Schlüpfprozeß der Imago.

Am letzten Tage der Puppenruhe beobachtet man an der Naht zwischen I. und II. Platte einen schmalen Spalt. Diese Trennung der beiden Platten beginnt in der Mitte ihrer gemeinsamen Naht und

Abb. 29. *Eristalis arbustorum*. Schlüpfprozeß der Imago. Fliege hat die Puppenhülle halb verlassen (2:1).

schreitet dann bis zu ihren Enden fort. Durch deutlich wahrnehmbare Pumpbewegungen, die in regelmäßigen Abständen von acht Zügen in der Minute auftreten, verbreitert und verengt sich der Spalt. Die Pumpbewegungen kommen so zustande, daß die Imago aus der Lunala, einer mondförmigen Spalte über den Fühlern, von Zeit zu Zeit eine große Blase (Stirnblase) mit Hilfe des Körperturgors hervorpreßt. Nach einiger Zeit reißt die hintere Naht der II. Platte von den Seiten aus ein, bis diese Platte schließlich nur noch an einem schmalen Stück mit der Exuvie in Verbindung steht. Jetzt werden auch die seitlichen und vorderen Nähte der I. Platte aufgetrennt. Diese Trennung beginnt an den Seiten und schreitet ebenfalls zur Mitte hin fort, so daß auch die I. Platte nur noch an einem schmalen Verbindungsstück an der Exuvie hängt.

Nachdem die Trennung der beiden Platten soweit fortgeschritten ist, drängt die Imagos sich weiter nach vorn und verläßt sehr schnell die Exuvie, wobei die Platten hochgehoben werden. Die verlassene Hülle zeigt von der Seite, daß die I. Platte nach vorn oben und die II. Platte nach hinten oben geklappt worden ist (siehe Tabelle 5 und Abb. 26, 29 u. 30). Die Abb. 29 und 30 zeigen den Schlüpfprozeß der Imago in zwei Phasen.

Abb. 30. *Eristalis arbustorum*. Schlüpfprozeß der Imago. Fliege hat die Puppenhülle ganz verlassen (2:1).

Tabelle 5. Ablauf des Schlüpfprozesses einer Imago von *Eristalis arbustorum*.

Zeit in Minuten	Stand des Schlüpfprozesses
5	Schmaler Spalt zwischen I. und II. Platte
7	Spalt bis zu den Enden der Naht durchgeführt
10	Hintere Naht der II. Platte beginnt unter Pumpbewegungen zu platzen
25	Hintere Naht der II. Platte bis auf ein schmales Stück in der Mitte aufgeplatzt
35	I. Platte löst sich an den Rändern los
50	I. Platte bis auf ein schmales Verbindungsstück in der Mitte von der Hülle getrennt
60	Imago verläßt die Exuvie.

Bei den vertikal in der Erde steckenden Puppen der überwinterten Generation, von denen man nur die Puppenhörner an der Oberfläche sieht, wird die darüberliegende schwache Erdschicht hochgehoben und man erkennt dann nach dem Schlüpfvorgang die geöffnete Exuvie Bei dem weiter oben geschilderten Spezialfall der Verpuppung verlassen die Imagines die Erde in dem alten Bohrgang der Larve. In diesem Falle sind die Puppen von außen nicht zu sehen.

Die überwinterten Larven verpuppen sich in der Regel im Mai. Im Jahre 1938 wurden die ersten Imagines von *Eristalis arbustorum* allerdings bereits am 9. Mai angetroffen, obwohl gerade der April und die erste Maiwoche kühl waren. Nachts herrschten oft noch Nachtfröste. Trotzdem mußte in diesen Fällen die Verpuppung Ende April stattgefunden haben.

Beim Verlassen der Exuvie hat die Imago noch stark geschrumpfte Flügel, die erst nach Ablauf von 17 Minuten ihre richtige Länge bekommen. Die Costa des Flügels ist beim Schlüpfen in eine Schlinge gelegt und wird erst allmählich gestreckt. Der Flügel hat bei *Eristalis arbustorum* zunächst eine Länge von 3 mm. Nach 5 Minuten beträgt sie 4 mm, nach 13 Minuten 5 mm, nach 16 Minuten 7 mm, nach 17 Minuten 8 mm (siehe Tabelle 6).

Flugfähig ist die Imago erst nach 1 Stunde.

Tabelle 6.

Flügelentfaltung nach dem Schlüpfen bei *Eristalis arbustorum*.

Zeit in Minuten	Länge des Flügels in mm	Tätigkeit der Imago
0	3	Bewegungslos
5	4	Kriecht an einen trockenen Ort
6	4,2	Putzt sich zum erstenmal die Flügel
8	4,5	Putzt sich zum zweiten Male die Flügel
13	5	Ruhig
16	7	Kriecht langsam umher
17	8	Kriecht umher (Costa ganz gestreckt)
18	8	Flügel werden zum erstenmal bewegt, sind voll entfaltet aber noch leicht milchig
60	8	Erster Flug der Imago

Gäbler schreibt über das Öffnen der Puppenhülle beim Schlüpfvorgang bei *Eristalis tenax* folgendes: »Der Deckel zerfällt hierbei in zwei Teile, von denen der vordere die ursprünglichen Hörner der Larve trägt und vollkommen abspringt. Der hintere bleibt, da er von den Stigmenhörnern der Puppe durchbohrt wird an der eigentlichen Puppenhülle hängen, die mit den Stigmenhörnern der Puppe fest verbunden ist und in dem Tönnchen zurückbleibt.«

Hier ist folgendes richtig zu stellen: Die I. Platte mit den larvalen Stigmenhörnern löst sich beim Schlüpfvorgang ab, wenn die Umgebung der Puppe zu trocken ist. Bei einer Feuchtigkeit von 80% wurde von 50 *Eristalis arbustorum*-Puppen kein Fall der Absprengung der I. Platte beobachtet. Auch die II. Platte hatte bei der oben erwähnten Feuchtigkeit stets eine Verbindung mit der Tönnchenwand. Bei großer Trockenheit ließ sich allerdings auch diese Platte leicht absprengen, so daß sie dann nur noch an den Puppenhörnern hing.

Bemerkt sei noch, daß die Imagines stets in den Morgenstunden schlüpfen, und zwar zwischen 7 und 11 Uhr. Von 50 beobachteten Schlüpfprozessen fanden nur zwei in den frühen Nachmittagsstunden statt.

VII. Hinweis auf das Auftreten von Kiemen bei anderen Dipteren-Larven.

Die Bedeutung der Kieme bei *Eristalinae*-Larven veranlaßt mich, auf das Auftreten von Kiemen bei anderen Dipteren-Larven kurz hinzuweisen.

Bekannt sind die Kiemen verschiedener Mückenlarven. Nach meinem Ergebnis an *Eristalis*-Larven möchte ich die Ansicht Konsuloffs anzweifeln, der den Kiemen der *Culex*-Larven inspiratorische Bedeutung beimißt. Nach meinen Untersuchungen sind die Kiemen an *Culex*-Larven denen der *Eristalinae*-Larven histologisch gleich. Die Cuticula ist allerdings stärker und diese Kiemen können nicht eingestülpt werden. An Kiemen sind stets vier vorhanden.

Bei *Tipulidae*-Larven sind ebenfalls vier etwas ausstülpbare Papillen vorhanden, die histologisch denen von *Eristalinae*-Larven gleich sind. Bei *Dicranomyia trinotata* Meig. (*Tipulidae*) besitzt das Endsegment außer den Stigmen noch Analschläuche. Diese Form lebt im Wasser, so daß hier vermutlich dieselben Verhältnisse vorliegen wie bei den *Eristalinae*. *Phalacrocera replicata* besitzt ebenfalls ein rosettenförmiges, retraktiles Feld. Auch diese Art lebt an feuchten Stellen, Ähnliche Verhältnisse liegen bei *Dicranota* vor.

Liriope contaminata L. (*Ptychopteridae*) hat an der Basis der Atemröhre zwei Kiemenanhänge. Vermutlich haben auch hier die Kiemen eine exspiratorische Funktion. Auch bei Simulidenlarven finden sich zwei Papillen vor dem dorsal liegenden After.

Bei den Schnepfenfliegen (*Rhagionidae*) treten ebenfalls Kiemen auf. Außerdem funktioniert hier die Hautatmung.

An überrieselten Felsen finden sich die Larven der *Thaumaleidae* (*Orphnephilidae*). An ihnen sind vier ausstülpbare Analschläuche beobachtet worden, also ganz ähnlich gebaute Organe wie bei *Eristalis*.

Bei den Hornfliegen (*Sciomyzidae*), die zum Teil parasitisch an Wasserpflanzen leben, findet man z. B. bei *Sepedon sphegeus* F. zwei große und zwei kleinere »Fleischwarzen«, die besser als Kiemen anzusprechen sind.

In seiner Arbeit über *Rhyphus* und *Mycetobia* beschreibt M. Müller (1922) den sogenannten Schild in der Nähe des Afters und bildet ihn ab. Er ist zwar nicht ausstülpbar, seine Lage um den Enddarm herum läßt aber hier, wie auch Müller folgert, eine Kiemenanlage vermuten.

Histologisch ist der Schild jedenfalls den Kiemen der *Eristalinae* ähnlich, ist hier aber wohl ohne Funktion.

Gegenüber den eben genannten Arten, bei denen die Bedeutung der Kiemen meines Erachtens noch zweifelhaft ist, gibt es Vertreter unter den Dipteren, bei denen der Kieme eine inspiratorische Funktion zukommt.

So besitzt die Larve von *Liponeura brevirostris* Lw. lateral ihrer ventralen Saugnäpfe je ein Büschel von sieben Kiemenfäden. Hinter dem letzten Saugnapf befinden sich noch vier bedeutend dickere Kiemen. Während die ersteren unzweifelhaft der Inspiration dienen, läßt der letztere Typus wieder Exspirationskiemen vermuten. Vor allem scheint die immer wiederkehrende Zahl vier dafür zu sprechen.

Die *Chironomus*-Larven atmen größtenteils durch die Haut. Bei *Chironomus plumosus* haben wir aber noch vier schlauchförmige Gebilde, denen wahrscheinlich dieselbe Bedeutung wie den Kiemen bei *Eristalis* zukommt.

Im Rahmen dieser Arbeit war die Klärung der Funktion der Kiemen bei den hier erwähnten Dipterenlarven leider nicht möglich.

VIII. Zusammenfassung.

1. Das Sauerstoffbedürfnis der *Eristalinae*-Larven wird in der Hauptsache durch die Stigmen der Respirationsröhre befriedigt. 2. Im ersten und zweiten Larvenstadium unterstützt die Hautatmung die Stigmenatmung sehr wesentlich. Bei *Helophilus* führt die Ausschaltung der Hautatmung nach kurzer Zeit zum Tode, wenn sich die Larven nicht in sauerstoffreiches Wasser retten können. 3. Sowohl die hinteren als auch die vorderen Stigmen der Larven besitzen eine Filzkammer. 4. Die Respirationsröhre wie auch die Stigmenhörner der Larve können zum Teil in den Körper zurückgezogen werden. Die Tracheenhauptstämme sind durch zwei Commissuren verbunden; bei *Myiatropa auripila* besitzen diese Commissuren Filzringe. 5. Bei großer Erschöpfung und bei Verletzungen der Respirationsröhre treten im letzten Larvenstadium die Stigmenhörner der Larve in Funktion. In diesem Stadium ist die Hautatmung nicht mehr in Tätigkeit. 6. Im ersten und zweiten Larvenstadium übernimmt die Kieme die Exspiration der Kohlensäure. 7. Der Transport der Kohlensäure geschieht mit den Blutkörperchen, die die Kieme in regelmäßigen Pulsen durchströmen. 8. Der Kiemenkörper wird durch zwei ausgespannte Septen in drei Räume geteilt, die von vorn nach hinten vom Blutstrom passiert werden. 9. Die Kieme wird vom Enddarm durchbohrt. Sie kann bei Gefahr durch Retraktionsmuskeln in den Körper zurückgezogen werden. 10. Die Ausstülpung der Kieme geschieht durch den Druck der Körperflüssigkeit. 11. Im

letzten Larvenstadium übernimmt ein Paar der Vasa Malpighii die Aufnahme der im Atemprozeß entstehenden Kohlensäure. Es speichert zu dieser Zeit massenhaft $CaCO_3$. 12. Die Kieme schrumpft im letzten Larvenstadium stark zusammen und wird funktionslos. 13. Der in den Vasa Malpighii gespeicherte kohlensaure Kalk dient zur Inkrustierung der letzten Larvenhaut (Puparium). 14. Die Arten überwintern als Larven im letzten Stadium ihrer Entwicklung. Sie kriechen zum besseren Schutz 5—10 cm in die Erde. 15. Die Vorpuppe (Präpupa) atmet durch die Respirationsröhre und durch die noch nicht an die Außenluft reichenden Puppenhörner. Ihre Atemluft beziehen die Puppenhörner in diesen 3 Tagen durch die zu dieser Zeit weit geöffneten Larvenhörner, die den Raum zwischen Puparium und eigentlicher Puppenhaut mit der Außenluft verbinden. 16. Die Verpuppung findet bei Sommergenerationen am Ufer auf der Erdoberfläche, bei überwinterten Larven kurz unterhalb derselben statt. 17. Die Puppe atmet ausschließlich durch die Puppenhörner. Die Respirationsröhre steht jetzt nicht mehr in Verbindung mit der Außenluft. 18. Das Puparium wird von der Imago durch die Stirnblase geöffnet. Es werden zwei Platten am Kopfende an besonderen Nähten von der Puppenhülle abgetrennt. Das Öffnen geschieht durch regelmäßige Pumpbewegungen der Stirnblase. 19. Das Schlüpfen der Imagines findet in den Morgenstunden statt. 20. Die Entfaltung der Flügel dauert ungefähr 15 Minuten. Nach 1 Stunde sind die Fliegen flugfähig. 21. Auch bei anderen Dipterenlarven treten Kiemen auf. Ihre Bedeutung muß zum Teil noch geklärt werden.

Schrifttum.

Alsterberg, G.: Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Biologie der limnophilen Syrphidenlarven. Biol. Zbl. **54** (1934). — Die respiratorischen Mechanismen der Tubificiden. Lunds Universitets 1922. — Die Sauerschichtung der Seen. Botaniska Notiser **1927**. — Sauerstoff-Defizit der Seen im Sommer. Ebenda **1930**. — **Batelli, A.:** Contribuzione all' anatomia ed alla fisiologia della larva della Eristalis tenax. Bull. soc. entom. Ital. **11** (1879). — **Bock, F.:** Versuche über den Gaswechsel bei Insekten und deren Bedeutung für Fragen der angewandten Entomologie. Z. angew. Entomol. **16** (1930). — **Brocher, F.:** Le mécanisme de la respiration et celui de la circulation du sang chez les Insects. Archives de Zool. **74** (1933). — **Buckton, G. B.:** The natural history of Eristalis tenax or the Dronefly. London 1895. — **Buddenbrock, W.** und **v. Rohr, G.:** Einige Beobachtungen über den Einfluß der Temperatur auf den Gasstoffwechsel der Insekten. Arch. f. Physiol. **194** (1922). — **Chun, C.:** Über den Bau, Entwicklung und physiologische Bedeutung der Rektaldrüsen der Insekten. Abh. senckenberg. naturforsch. Ges. **10** (1875). — **Da Costa Lima, A.:** Sur la respiration des larves Anophèles Albimanus Wied. C. r. Soc. Biol. Paris **97** (1927). —

Deegner, P.: Der Darmtraktus und seine Anhänge. Schröders Handbuch der Entomologie. Jena 1913. — **Dewitz, H.:** Beschreibung der Larve und Puppe von Liponeura brevirostris Löw. Berl. entomol. Z. **25** (1881). — **Dimulescu, G.:** Recherches sur la biologie des Gastrophiles. Anatomie, physiologie cycle evolutif. Ann. Sci. nat. Paris **15** (1932). — **Dodds, G. S.** und **Hisaw, F. L.:** Ecological studies of aquatic insects Ecology, Brooklyn. **5** (1924). — **Dunavan, D.:** A study of respiration and respiratory organs of the rat-tailed maggot Eristalis arbustorum L. Entomol. Soc. Amer. **22** (1929). — **Eastham, L.:** Currents produced by the gills of mayfly nymphs. Nature (Lond.) **130** (1932). — **Fiedler, H.:** Die wichtigsten schädlichen Erdraupen der Gattung Agrotis Hb. (Lep. Noct.). Dtsch. entomol. Z. **1936**. — **Fox, H. M.** und **Simmonds, B. G.:** Metabolic rates of aquatic arthropods from different habitats. J. of exper. Biol. **10** (1933). — **Galliard, H.:** Notes sur la biologie et l'anatomie de la larve de Taeniorhynchus richiardii Ficalbi. Ann. de Parasitol. **12** (1934). — **Gäbler, H.:** Die postembrionale Entwicklung des Tracheensystems von Eristalis tenax L. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **19** (1930). — Beitrag zur Kenntnis der Eristalis-Larven. Stett. entomol. Ztg. **93** (1932). — Über die Funktionsfähigkeit der Stigmenhörner einiger Dipterenlarven und -puppen. Biol. Zbl. **55** (1935). — **Gerstacker, A.:** Über das Vorkommen von Tracheenkiemen bei ausgebildeten Insekten. Z. wiss. Zool. **26** (1897). — **Harnisch, O.:** Daten zur Respirationsphysiologie hämaglobinführender Chironomiden-Larven. Z. vergl. Physiol. **11** (1930). — Der Einfluß verringerten Sauerstoffpartialdrucks auf den Gaswechsel von Schnittstücken der Larve von Chironomus thummi. Ebenda **12** (1930). — Die CO_2-Abgabe der Chironomus-Larve bei erhöhtem CO_2-Partialdruck des Mediums. Ebenda **12** (1930). — Einige Beobachtungen über Atmungsgröße, Leibeshöhlenflüssigkeit und Enddarm von Chironomus thummi. Verh. dtsch. zool. Ges. **33** (1929). — Die Beeinflussung des Gaswechsels der Chironomus-Larve durch Erhöhung des CO_2-Partialdrucks des Mediums. Z. vergl. Physiol. **16** (1932). — **Hesdörffer, N.:** Lebensfähigkeit der Mückenlarven. Natur und Haus **14** (1905). — **Hiestand, W. A.:** A comparison of the metabolic rates of various insects as determined by carbon dioxide output. Proc. Ind. Acad. Sci. Indianopolis **41** (1932). — **Johannsen, O. A.:** Aquatic Diptera. Part II. Orthorrhapha-Brachycera and Cyclorrhapha. Cornell Univ. Agr. Exp. Sta. Memoir **177** (1935). — **Jones, Ch. R.:** A contribution to our knowledge of the Syrphidae of Colorado. Colorado Agr. Coll. Agr. Exp. Sta. **269** (1922). — **Kalandadse, L.:** Materialien zum Studium der Atmungsprozesse der Mückenlarven und -puppen und der Einwirkung von Petroleum, Beschattung und Verunreinigung des Wassers auf dieselben. Arch. Schiffs- u. Tropenhyg. **37** (1933). — **Kieffer, J.** und **Thienemann, A.:** Neue und bekannte Chironomiden und ihre Metamorphose. Z. wiss. Insektenbiol. **4** (1908). — Zur Kenntnis der Ceratopogon-Larven. Allg. Z. f. Entomol. **6** (1901). — **Koccain, V.:** Thyroxin und Atmung. Zool. Jb. **50** (1931). — **Koidsumi, K.:** Thermal constant for the rhythm of bodily respiratory movement in Chironomus-larvae. J. Soc. trop. Agric. Formosa **3** (1931). — **Konsuloff, S.:** Über die Doppelatmung der Mückenlarven. Biol. Zbl. **42** (1922). — **Krüger, F.:** Biologie und Morphologie einiger Syrphiden-Larven. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **6** (1926). — **Kuster, K. C.:** A study of the general biology, morphology of the respiratory system, and respiration of certain aquatic Stratio myia and Odontomyia larvae (Dipt.). Pap. Mich. Acad. Sci. Arts. Lett. **19** (1934). —

Landois, H. und **Thelen, W.:** Der Tracheenverschluß bei den Insekten. Ebenda **17**. — **Lauterborn, R.:** Zur Kenntnis der Chironomiden-Larven. Zool. Anz. **29** (1905). — **Löw, F.:** Eristalis. Verh. zool.-bot. Ges. Wien **16** (1866). — **Marshall, J. F.** und **Staley, J.:** On the distrubution of air in the oesophaleal diverticula and intestine of mosquitoes. Its relation to emergence, feeding and hypopygial ratation. Parasitology **24** (1932). — **de Meijere, J. C. H.:** Über zusammengesetzte Stigmen bei Dipterenlarven, nebst einem Beitrag zur Metamorphose von Hydromyza livaens. Tijdschrift voor Entomol. **38** (1895). — **Miall, L. C.:** The natural history of aquatic insects. London 1895. — **Morgan, A. H.** und **Grierson, M. C.:** The functions of the gills in burrowing mayflies (Hexagenia recurvata). Physiol. Zool. **5** (1932). — **Müller, F.:** Larven von Mücken und Haarflüglern mit zweierlei abwechselnd tätigen Atemwerkzeugen. Entomol. Nachr. **1888**. — **Müller, G. W.:** Die Metamorphose von Ceratopogon mülleri Kieffer. Z. wiss. Zool. **83** (1905). — **Müller, M.:** Rhyphus und Mycetobia mit besonderer Berücksichtigung des larvalen Darms. Arch. Naturgesch. (A) **1922**. — **Palmén, J. A.:** Zur Morphologie des Tracheensystems. Leipzig 1877. — **Potonie, H. W.:** Experimentell-kritische Untersuchung über die biologische Bedeutung des Umkehrpunktes in der Atmungsintensität kaltblütiger Tiere bei steigender Temperatur. Biol. Zbl. **44** (1924). — **Réaumur, M. de:** Mémoires pour servir a l'histoire des Insects. Paris 1734. — **Roch, O.:** Über die Larve von Mycetobia pallipes. Arch. Naturgesch. **12** (1919). — **Sack, P.:** Beitrag zur Entwicklung einiger Syrphiden. Senckenbergiana **3** (1920). — Syrphidae (Diptera) der deutschen Limnologischen Sunda-Expedition. Arch. Hydrobiol. **8** (1931). — **Siersleben, A.:** Die Körperanhänge der eucephalen Fliegenlarven einschließlich Psychotidae und Tipulidae. Diss. Greifswald 1920. — **Thienemann, A.:** Die Metamorphose der Chironomiden. Z. wiss. Insektenbiol. **4** (1908). — Über die Bestimmung der Chironomiden-Larven und -Puppen. Zool. Anz. **33** (1908). — **Thorpe, W. H.:** Experiments an the respiration of aquatic and parasitic insect larvae. 5. Congr. int. Entomol. Paris **1932**, **2** (1933). — The elemination of carbon dioxide in the Insecta Science. New York **68** (1928). — **Wagner, W.:** Bau und Funktion des Atmungssystems der Kriebelmücken. Zool. Jb. **42** (1926). — **Wahl, B.:** Über das Tracheensystem und die Imaginalscheiben der Larve von Eristalis tenax. Arb. zool. Inst. Wien **12** (1899). — Über die Entwicklung der hypodermalen Imaginalscheiben im Thorax und Abdomen der Larve von Eristalis. Arb. zool. Inst. Graz **1901**. — **Weissmann, A.:** Die Metamorphose der Corethra plumicornis. Z. wiss. Zool. **16**. — **Wierzejski:** Zur Kenntnis der Blepharoceriden-Entwicklung. Zool. Anz. **1881**. — **Wigglesworth, V. B.:** The function of the anal gills of the mosquito larva. J. of exper. Biol. **10** (1933). — **Zavrel, J.:** Über Atmung und Atmungsorgane der Chironomiden-Larven. Bull. intern. Acad. Sci. Bohême **10** (1918). — Über Atmung und Atmungsorgane der Chironomiden-Larven. Bull. intern. Acad. Sci. Prag **22** (1920).

Lebenslauf

Am 19. Juli 1910 wurde ich, Karl Wilhelm Helmut Weise, als erster Sohn des Postinspektors Wilhelm Weise und seiner Ehefrau Elisabeth, geb. Stannebein, zu Halberstadt geboren.

Von 1917—1918 besuchte ich die Dorfschule zu Warberg (Kreis Helmstedt) und von 1918 an die Oberrealschule zu Berlin-Pankow. An dieser Anstalt bestand ich Ostern 1930 das Abitur, um im Sommersemester 1930 das Studium der Naturwissenschaften an der Universität Berlin zu beginnen.

Durch meine Tätigkeit in der SA. (Eintritt in die NSDAP. am 1. Juni 1931) kam ich frühzeitig aus der Hochschularbeit heraus. Von 1933 bis 1935 stellte ich mich freiwillig dem Chef des Ausbildungswesens der SA. (Chef A. W.) als Ausbilder zur Verfügung, nachdem ich bereits 1932 zwei Lehrgänge beim Reichskuratorium für Jugendertüchtigung in Döberitz besucht hatte. Nach der Auflösung des „Chef A. W." diente ich freiwillig beim Heere (1/E 18 Blankenburg, Harz) 16 Wochen und wurde als Gefreiter und R. O. A. entlassen. Nach einer weiteren Sechswochenübung beim I./I.-R. 67 in Berlin-Spandau wurde ich zum Unteroffizier d. R. befördert.

1936 nahm ich mein Studium wieder auf und begann die Dissertation. In diesem Jahre starb mein Vater. 1937 unterbrach ich mein Studium nochmals, um auf Wunsch der Reichsjugendführung die Schieß- und Geländesportausbildung im Gebiet 20 (Württemberg) zu übernehmen. Nach einjähriger Tätigkeit setzte ich mein Studium im Dezember 1937 fort.

Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig